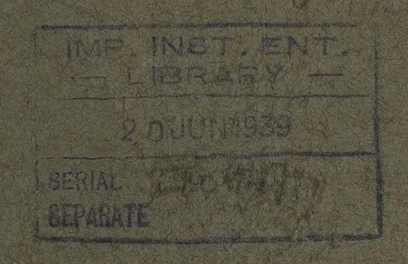
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL



ТОМ XVII ВЫП. 4
VOLUME XVII FASC. 4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА * 1938

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН акад. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ
FONDÉ PAR A. N. SEWERZOW

ТОМ XVII
ВЫПУСК 4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА * 1938

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 4

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯЦИИ

В. В. Васнецов

Из Научно-исследовательского института зоологии МГУ

Развитие органического мира путем эволюционного процесса, процесса трансформации органических форм не может серьезно оспариваться. Это положение принимается всеми современными биологами, хотя надо признать, что далеко не всякий биолог при своих исследованиях имеет его перед собой и считается с ним в своих выводах. Но после того, как Дарвин дал материалистическое обоснование для понимания эволюционного процесса, эволюционное учение является основой нашего понимания органического мира. Поэтому мы не находим необходимым останавливаться на доказательствах существования этого процесса и не будем разбирать теорий, прямо или косвенно возражающих против существования эволюции организмов.

Для тех вопросов, которые мы намерены рассмотреть в настоящей статье, важна проблема о взаимоотношении в эволюционном процессе самого организма и окружающей, вне его стоящей средой, понимаемой в самом широком смысле.

Если мы возьмем все различные направления в учении о причинах эволюции, то все же большинство из них рассматривает эволюционный процесс как результат взаимодействия между организмом и окружающей средой, придавая этой последней большее или меньшее значение. Не перечисляя всех многочисленных видоизменений эволюционной теории, укажем только двух основоположников главнейших направлений эволюционной мысли — Ламарка и Дарвина.

Вместе с тем существует и ряд теорий, носящих в общем наименование аутогенеза, понимающих процесс эволюции как процесс, обусловленный только внутренними закономерностями. Однако только немногие из сторонников этого направления целиком основываются на этом внутреннем факторе, как Келликер или Берг.

Большинство же сторонников аутогенеза не может вполне обойтись без признания большой роли в этом процессе внешних факторов. Укажем теорию Эймера, которая по существу является теорией аутогенетической, так как в основу эволюции кладется закономерно направленный процесс, который конкретно не связывается с воздействием внешней среды, а скорее может найти объяснение во внутренних факторах.

Однако Эймер не признается в аутогенетическом характере своей концепции. Он выдвигает воздействие внешней среды как важнейший фактор и при возникновении нового направления в эволюционном развитии организмов и в течение осуществления этого направления. При этом остается непонятным, почему среда может действовать в одном и тот же направлении в течение длительных геологических периодов. Большее или меньшее значение воздействию внешней среды придают и другие сторонники аутогенетической теории, как, например, Коп или Негели, но все же для них одной из основных причин процесса изменения организма, в частности, животных форм,

будет внутренняя, не зависящая от внешней среды закономерность развития. Одним из важнейших оснований для такого представления служат явления параллельного развития или параллелизма, наблюдаемые палеонтологами при эволюции тех или иных групп животных (Коп).

Под параллелизмом следует разуметь те случаи, когда в процессе эволюции двух групп животных, иногда близко родственных, иногда довольно далеко отстоящих друг от друга, сменяются с одинаковой последовательностью тождественные или очень сходные ступени развития.

Примерами такого параллельного развития может служить развитие тел позвонков костных рыб в группах Crossopterygia и Actinopterygia или сходное развитие рисунка окраски в различных группах животных, указанное Эймером.

К явлениям параллелизма близко стоит явление конвергенции, наблюдаемое как среди современных животных, так и среди вымерших. Под конвергенцией следует разуметь случаи, когда далеко отстоящие друг от друга группы, имеющие различное строение, развивают у себя органы тождественного или весьма близкого строения, проходя при этом развитии несходные стадии. Укажем, как пример конвергенции, ласты китов и сирен или беззубый клюв черепах и птиц.

Но как раз конвергенции толкуются сторонниками эктогенеза как приспособления к одинаковым моментам среды и, следовательно, как доказательство воздействия среды на морфогенез животного (Osborn, Plate, Abel, Böker). В этом понимании конвергенции есть не что иное, как повторяющиеся в одинаковых условиях морфологические адаптации.

Морфологические адаптации же как раз являются наиболее веским указанием на влияние внешних условий на процесс эволюции животных форм.

Против самого существования адаптаций вообще и против отдельных конкретных случаев ее многократно выдвигались возражения как со стороны сторонников непосредственного воздействия среды на организм, так и со стороны сторонников аутогенеза (Берг и др.). Действительно, адаптации весьма трудно объяснить и с точки зрения непосредственного воздействия среды на организм, и со стороны независимого от среды развития.

Однако нельзя не признать существования многочисленных ясных и очевидных фактов адаптации, как, например, рыбообразная форма тела водных животных или специализация конечности бегающих, летающих животных или, наконец, строение ротовых частей и зубов и много других.

Поэтому едва ли можно сомневаться в адаптации вообще, надо только отбросить неправильные поверхностные толкования отдельных случаев. Как раз доказательством действительного существования морфологических адаптаций как закономерного явления служит их повторение в одинаковых условиях, т. е. конвергенции.

Но когда мы обратимся к изучению существующих в природе отношений, то у нас могут возникнуть сомнения в большом значении окружающей среды в формообразовании. Действительно, в одном и том же местообитании, иногда в очень ограниченном пространстве и, следовательно, в одном и том же комплексе окружающих условий сосуществуют вместе животные весьма различного строения. Возьмем хотя бы планктон или бенос какой-нибудь части водоема или же население степи или леса определенного характера.

Правда, известную общность в каких-либо признаках мы обычно замечаем, но далеко не всегда, и наряду с некоторыми общими

признаками, например, с приспособлениями к поддержанию тела в воде у планктонных форм, мы видим существенное различие в других весьма важных системах органов. Конечно, мы могли бы объяснить это тем, что компоненты данного сообщества имеют различное происхождение и прошли свой эволюционный путь в другом окружении. Все же непонятным остается возможность проникновения различно построенных животных в одно и то же место обитания и сосуществование их вместе.

Сверх того надо бы было ожидать рано или поздно их коренной трансформации в одном направлении.

Сосуществование вместе различно построенных форм могло бы иметь место только в молодых, едва образовавшихся биоценозах.

Чтобы разрешить более ясно этот вопрос, обратимся к одному понятию, выдвинутому экологами (Гриннель, 1928; Эльтон), а именно к понятию ниши. Под нишей разумеют особое место, занимаемое в сообществе каждым из его членов. Сам Эльтон определяет нишу так:

«... удобно иметь какое-нибудь определение, чтобы описать положение животного в сообществе, чтобы указать, что оно (животное) делает, и для этого употребляется термин «ниша». Факторы внешней среды всех родов — химические, физические, биотехнические действуют на животных, и «ниша» животного обозначает его место в биотической среде, его отношения к пище и к врагам... Ниша животного может быть определена достаточно широко его размерами и способом питания.

Итак, мы видим, что, с одной стороны, понятие ниши охватывает как будто все стороны жизнедеятельности животного, с другой — прилагается преимущественно к различию в питании животного и связанных с ним особенностях, в том числе и в размерах. В этом последнем смысле это понятие ниши обычно и применяется. Действительно, мы находим, что по отношению к питанию члены сообщества существенно отличаются друг от друга. Мы находим в одном и том же сообществе хищных, питающихся крупной животной пищей, питающихся мелкой животной пищей, растительноядных и пр. Далее возможны различия и в более узких пределах.

Характер питания ведет за собой особенности строения и поведение данного животного, что и определяет ряд связей между ним и окружающей средой. Таким образом, можно сказать, что животное занимает в отношении питания в сообществе отдельное место — нишу. Как в одном сообществе различные члены занимают разные ниши, так и в разных сообществах, наоборот, мы находим разных животных, занимающих одинаковые или близкие ниши. Во всяком сообществе мы можем указать и хищников, и растительноядных. Но сходство ниши бывает и гораздо более точным до полного совпадения, особенно в сходных или аналогичных сообществах. Одну и ту же нишу могут занимать и близко родственные между собой животные, и далеко отстоящие.

В пустынях Южной Африки златокрот занимает ту же нишу, что сумчатый крот в Австралии, относящийся к другому подклассу. Тушканчики степей и пустынь Евразии занимают ту же нишу, что долгоног южноамериканских степей. В горах Южной Америки кондоры занимают нишу стервятников ту же, что в горах Евразии грифы, относящиеся к другому подотряду. Но чаще в аналогичных сообществах одинаковые ниши занимаются близкими формами, так в степях Северной Америки луговые собаки занимают ту же нишу, что в степях Европы и Азии суслик. Можно, правда, говорить об одинаковых нишах и в более общем смысле, находя их в разных несходных сообществах, например, нишу хищников водоема считать

сходной с нишей хищников леса, но это уже делает понятие ниши менее конкретным и менее содержательным.

Указанное явление, когда в аналогичных сообществах разные животные занимают одинаковые ниши, по сущесуву совпадает с тем, что определяется понятием викариата. Под викариатом и разумеется то явление, когда в разных географических областях различные животные занимают одно и то же место в сообществе, т. е. нишу. Все приведенные выше примеры одинаковых ниш подходят и под примеры викариата.

Понятие ниши, как мы уже сказали, имеет у Эльтона несколько неопределенное значение, а именно, с одной стороны, охватывает как бы все жизненные проявления животного, с другой — конкретно относится только к особенностям в питании и связанным с ним явлениям, т. е. к одной лишь стороне жизнедеятельности.

Обычно понятие ниши и применяется в этом последнем более узком смысле, поэтому мы и будем так употреблять его в этом последнем значении. Но, принимая во внимание и более общее первоначальное определение понятия ниши, можно было бы распространить его на все жизненные функции члена сообщества, как-то: размножение, защиту от врагов и т. п., но только на каждую в отдельности. Действительно, и в этих сторонах своей жизни члены сообщества различаются друг от друга. Одни являются живородящими, другие яйцекладущими; у одних яйца откладываются в специально устроенные гнезда или коконы, а у других — в существующие естественные убежища и т. д. То же с защитой от врагов: одни убегают, другие прячутся, третьи защищены своими панцырями.

В связи с каждой из этих сторон жизнедеятельности у животного возникают и особые взаимоотношения к членам своего сообщества.

В таком расширенном понимании мы можем говорить о нишах питания, о нишах размножения, о нишах защиты от врагов или от гибельных абиотических факторов.

Для всех этих моментов точно так же, как и для питания, мы можем наблюдать одинаковые ниши в различных или аналогичных сообществах, занятые различными животными. Можем говорить и о викариате.

Однако мы считаем необходимым и логически последовательным еще более расширить понятие ниши. Эльтон ясно указывает, что его понятие ниши определяет исключительно только взаимоотношения животного с другими членами сообщества, а не его отношения к абиотической среде. Однако мы думаем, что такое выключение абиотических моментов не оправдывается существующими в природе связями. Действительно, отношения к абиотической среде тесно переплетаются с отношениями к членам сообщества. Характер пищи вызывает определенные отношения к температуре, свету, почве, а эти отношения, в свою очередь, обусловливают взаимоотношения с другими членами сообщества — животными, растениями. То же справедливо и в отношении других жизненных проявлений. Таким образом, по нашему мнению, мы должны под нишей питания подразумевать все отношения, возникающие в связи с характером питания как к биотической, так и к абиотической среде.

Выдвинутым только что положением мы как бы вкладываем в понятие ниши новое содержание, с одной стороны, расширяя его, с другой — сужая.

Хотя наше новое содержание понятия ниши и совпадает в сущности с содержанием несколько неопределенного понятия ниши у Эльтона, но все же, во избежание недоразумений, следует дать

новому до известной степени понятию и новое наименование и точно определить его содержание.

Мы предлагаем для этого нового понятия термин частное отношение и подразумеваем под ним совокупность отношений[1] животного к компонентам окружающей среды, которая обусловливается только одной из его жизненных функций: питанием, размножением и т. д.

Например, частным отношением спасения мы можем назвать все те отношения, в которые животное вступает с врагом, убегая, прячась или защищаясь от него, а также с теми элементами окружающей среды, которые помогают или мешают ему спасаться от врага.

Такое определение тем более необходимо, что некоторые авторы (Северцов С. А., 1936) определяют нишу как комплекс условий самой среды, в отношении к которым животное занимает определенное положение.

Таким образом, находясь в одном и том же месте обитания, в одной и той же среде, животные занимают к ней различное положение, находятся к ней в различном отношении, которое и определяем мы как различие ниши или частного отношения. При этом обратно и значение одной и той же среды будет различно для различных животных, а следовательно, будет и различно действие этой среды. Но в таком случае вопрос, поставленный нами, о разнообразии форм животных в одной и той же среде будет вполне понятен.

Значение и действие среды зависят от того отношения, в котором животное стоит к этой среде в связи с тем или иным своим жизненным моментом.

То, что существенно для одного животного, будет иметь малое значение для другого. Для водных млекопитающих и для рыб вода, в которой они живут, будет играть не одну и ту же роль. Для млекопитающих — это опорная среда их движения, кормовое поле, может быть, среда, увлажняющая наружные слизистые оболочки, и поэтому содержание солей, химизм воды могут иметь для них меньшее значение, чем для рыб, для которых вода является и источником кислорода, а поэтому химизм ее имеет для них большее значение. Характер грунта в известных пределах безразличен для двигающихся по грунту животных, но имеет несомненно большое значение для роющихся и закапывающихся в грунт форм. Прибрежные древесные заросли не играют сколько-нибудь значительной роли, а может быть, и никакой для рыб данного водоема, питающихся бентосом, вроде леща или карпа, но приобретают большое значение для рыб, вроде головля, кормящихся добычей, падающей в воду с веток, так же, как, например, и в тропических водах для Toxotus, сбивающего свою добычу с веток струей воды. Один и тот же фактор среды может иметь противоположное значение; так, большие медузы Cyanea для ее добычи являются врагом, а для мальков пикши Trachurus, которые прячутся под ее колоколом, наоборот, защитой.

Если так, то и роль среды в направлении процесса формообразования зависит от того, в каком отношении к этой среде стоит животное.

И действительно, ряд примеров показывает нам, что в одном и том же месте обитания, при одной и той же окружающей среде животные приобрели различное строение, в зависимости от своего

[1] Говоря «отношение», мы имеем в виду конкретное активное или пассивное отношение животного к элементам окружающей среды, а не какой-нибудь психологический акт.

отношения к этой среде. Возьмем, например, свободноживущих и паразитических Copepoda, и те, и другие остаются в той же водной среде, но в то время как для свободноживущих — это среда в которой они самостоятельно двигаются и из которой они добывают свою пищу, для паразитических — это только источник кислорода и место размножения, и мы видим, что строение тех и других сильно отличается друг от друга.

Свободноживущие Copepoda имеют сегментированное тело с членистыми конечностями, обладают кишечником, органами чувств, нервной системой. Напротив, паразитические Copepoda в большей или меньшей степени потеряли сегментацию и их тело приняло вид довольно бесформенного мешка, то вытянутого, то укороченного. Еще более причудливую форму придают ему иногда различные выросты, которые образовались из видоизмененных конечностей. У некоторых паразитических Copepoda редуцируется и нервная система и кишечник. Конечно, можно возразить, что среда в данном случае все же частично изменяется, так как изменяется один из ее элементов — пища. Однако это не так. Среда сама по себе считается неизмененной. Неизмененными остаются физические и химические свойства воды; неизмененным остается и окружающий биоценоз. Так, рыбы, которые служат хозяевами паразитических Copepoda, живут в одном биоценозе и со свободноживущими их родственниками, однако для этих последних рыбы являются или относительно безразличными соседями или даже врагами.

В случае превращения свободноживущих Copepoda в паразитов сами рыбы не изменяются, но тем не менее превращаются из врагов в пищу. Здесь меняется не сама среда, а отношение к ней животного.

Точно так же усоногие рачки, перейдя в той же водной среде к сидящему неподвижному образу жизни, до того изменили свое строение, что в них с трудом можно узнать ракообразных.

Кроме того, мы находим случаи, когда при резком изменении окружающей среды общее строение животного остается более или менее неизменным.

Так, водные легочные брюхоногие моллюски Pulmonata, несомненно, претерпели на пути своей эволюции резкие изменения окружающей среды. На первых этапах своей истории они были такими же водными животными, как и все другие брюхоногие, затем перешли на сушу, где и приобрели легкие, и, наконец, опять перешли в воду, но, несмотря на столь сильные изменения в окружающей их среде, они сохранили в общем свое строение и не так уже сильно отличаются от переднежаберных (Prosobranchia) моллюсков, живущих с ними в одних и тех же водоемах. И у тех, и у других весь тип строения один и тот же; имеется и голова с теми же органами чувств, тот же орган движения — нога, то же в общих чертах строение органов пищеварения, выделения, кровеносной системы; строение половой системы одинаково у водных и наземных Pulmonata. Различие в строении половой системы у Prosobranchia и Pulmonata связано с гермафродитизмом последних, а не с различием водной и воздушной среды.

Действительно, водные Pulmonata также являются гермафродитами, как и наземные. Здесь в общем мы имеем такое же явление, как и при переходе к водной среде у рептилий, например, у черепах или у млекопитающих, только в последнем случае у китов картина затемняется изменением органов движения.

Изменения брюхоногих моллюсков во всяком случае гораздо менее, чем те, что претерпели, например, ракообразные в приведенных выше случаях.

Приведенный случай отсутствия сильных изменений строения при важном, казалось бы, изменении окружающей среды, по-нашему, более ясно подчеркивает, что влияние среды видоизменяется и определяется отношением, в котором животное стоит в этой среде. Факт сохранения строения при замене воды воздухом может быть понят только, если мы примем, что эта замена вследствие того положения, которое в этой среде занимает животное, оказывается не существенным и, наоборот, те моменты среды, которые, вследствие особого отношения к ним животного, являются существенными, остаются постоянными при этом важном изменении среды.

Конечно, можно было бы сказать, развивая мысль, высказанную нами по поводу случая смены отношений при измененной среде, что и здесь сама среда не изменяется, а изменяется отношение животного к ней с переходом из одного места обитания в другое, но это, конечно, только игра понятиями. Несомненно, вся окружающая моллюска среда становится иной, хотя отношение к ней животного остается то же самое. Так, отношение моллюска к грунту и растениям, по которым он ползает, остается то же самое и в воде, и на суше, но грунт и растения будут другие. То же самое и с объектами питания.

Итак, среда оказывает свое воздействие на формообразование не просто как весь комплекс ее компонентов, окружающих животное, а только в ту меру и с той стороны, с какой это обусловливается отношением животного, отношением, связанным с различными сторонами его жизнедеятельности. Эти отношения, связанные с отдельными сторонами жизнедеятельности животного, мы и называем частными отношениями.

Такое представление о действии среды совершенно соответствует и тому представлению о факторах среды, которое положил в основу своей теории стадийности акад. Лысенко.

Исходя из изложенного выше понимания, весь комплекс сложного взаимодействия между животным и средой мы должны представить себе как совокупность частных отношений или ниш, связанных с отдельными жизненными функциями животного. Эти частные отношения и обусловливают действие среды на процесс формообразования и зависимость от этой среды состояния и поведения животного.

Мы не хотим этим сказать, что частные отношения проявляются как не связанные и не зависимые друг от друга, но к расмотрению связей между частными отношениями мы переходим ниже.

При этом здесь во избежание недоразумений следует указать, что, говоря об отношении животного к среде, мы всегда имели и будем иметь в виду вид, род, т. е. множество, а не отдельных индивидуумов, так как отдельный индивидуум может и не вступать во весь сложный комплекс отношений, свойственный всем индивидуумам вида в целом.

В связи с развитым выше представлением о взаимодействии между животным и средой возникает вопрос: каково соотношение между отдельными частными отношениями одного и того же вида животного? Являются ли они независимыми друг от друга и весь комплекс отношений животного к окружающей среде, связанных с различными сторонами его жизнедеятельности, представляет собой случайную для данного вида сумму или комбинацию, или же здесь мы имеем дело с взаимной обусловленностью отдельных частных отношений, с их закономерными связями и, следовательно, весь комплекс их представляет собой закономерную же систему, изменяющуюся с изменением одной из ее составных частей.

Хотя этот вопрос собственно никогда в такой форме не ставился наукой и исследований в этом отношении не производилось, но ряд фактов говорит за то, что такие закономерные связи между отдель-

ными моментами отношений животного к окружающей среде действительно существуют.

С. А. Северцов в своих работах вскрывает закономерные связи, существующие между количеством потомства, обусловленного величиной помета, временем наступления половой зрелости, размером гибели детей до наступления половой зрелости и т. д., и между продолжительностью жизни животного, являющейся результатом питания, защиты от врагов и т. п.

Точно так же А. Н. Формозов устанавливает связь между количеством детей и ограниченностью или разнообразием компонентов питания, т. е. между, казалось бы, не связанными между собой сторонами жизни животного.

Но все же количество таких связей, выясненных до сих пор чисто экологическими исследованиями, еще незначительно, а потому, помимо прямых указаний на такие связи, мы принуждены обратиться к косвенным данным. Такие косвенные данные мы можем получить из морфологии.

Для этого мы, естественно, должны вернуться к явлениям морфологических адаптаций, которые как раз и связывают морфологию с экологией животного, и главным образом к явлениям конвергенции.

В наиболее частых случаях конвергенции мы констатируем сходство в строении только какого-либо одного органа. Многочисленные примеры такого сходства мы можем найти в работах Абеля и Бёкера. Возьмем для примера гребень грудины летучих мышей и птиц или жаберные лепестки рыб и круглоротых (Северцов) или светящиеся органы у глубоководных беспозвоночных и рыб.

В этом случае, как уже мы говорили, вполне приложимо объяснение такого явления функционированием органа в одинаковых условиях среды, а именно в приведенных выше примерах полета в воздухе, дыханием в водной среде. Но существуют также довольно многочисленные примеры, когда конвергенции охватывают не один орган, а два или более. В ряде этих случаев объяснение сходства реакций на одинаковое действие среды также может быть применено. Это именно в тех случаях, когда конвергирующие органы связаны единой функцией, представляют собой в сущности один орган[1]. Такое явление, например, мы замечаем при адаптации к движению в водной или воздушной среде. Так, у водных животных повторяется форма тела, расположение и форма плавников, например, у китообразных рыб и ихтиозавров. В некоторых случаях при более полном совпадении условий среды получается поразительное сходство, как, например, у Pseudoscaphyrinchus Kaufmani и сома (Sisor rhabdoforus), водящихся в одних и тех же условиях горных рек.

Гораздо труднее, как мы увидим ниже, применить это объяснение к тем случаям, когда органы непосредственно не связаны одной функцией, как редукция глаза и развитие роющих передних конечностей у ряда млекопитающих, ведущих подземный образ жизни, как, например, сумчатый крот, золотокрот и обыкновенный крот.

Здесь мы могли бы ссылаться на связь различных факторов в самой же среде; в данном случае отсутствие света и большая плотность среды в почвенном слое.

Однако факты говорят против такого толкования; так, многие животные, живущие под землей, при редукции глаз не обладают роющими передними конечностями. Таких животных мы находим

---

[1] Здесь мы не касаемся вопроса о внутреннем взаимодействии отдельных частей организма как целого.

даже среди млекопитающих (например, слепыш), не говоря уже о представителях других классов позвоночных, например у безногой амфибии-червяги конечности совершенно отсутствуют. Мы можем понять такое различие, только принимая во внимание разницу в способе движения и рытья.

Действительно, для роющих грызунов, как устанавливает Формозов в своей неопубликованной работе, существуют, например, различные типы рытья. Другими словами, здесь мы имеем различие в отношении к одной и той же среде, различие ниш. А отсюда следует и обратное заключение, что конвергенции в нескольких органах в данном случае мы тоже должны понять как результат сходства ниш, обусловливающих взаимодействие нескольких органов. Но в некоторых случаях даже и такое сходство отдельных ниш не дает объяснения конвергенции сразу нескольких, не связанных между собой органов.

У двух групп костных рыб, несомненно не связанных непосредственно близким родством, а именно у Lepidosteidae и у высших костистых рыб, мы находим сходство в строении ряда органов, функционально не объединенных между собой. Как у тех, так и у других имеются черты в строении крышечного аппарата, а именно у них хорошо развиты лучи жаберной перепонки и отсутствуют горловые пластины. Имеется также сходство в строении мускулатуры жаберного аппарата. В обоих случаях отсутствует M. branchiomandibularis, соединяющий челюсть с жаберными дугами, а M. coracobranchialis, соединяющий пояс с жаберными дугами, у Lepidosteus отсутствует, а у костистых рыб хотя и существует, но весьма слабо развит.

В скелете грудных плавников мы замечаем тенденцию к исчезновению базального элемента, который принимает вид одной из radialia. У костистых рыб этот процесс дошел до конца, а у Lepidosteus можно еще отличить базальный элемент, потому что к нему причленяются два radialia, но одно из них почти сдвинуто на пояс, а другое срослось с базальным элементом на обоих своих концах. Наконец, половые органы самки и у тех, и у других построены одинаково таким образом, что из мешкообразного яичника яйца непосредственно проходят в яйцевод, не попадая в полость тела. К этим двум современным группам можно еще присоединить ископаемых Paleoniscidae. Правда, для них мы ничего не можем сказать о мягких частях—половом аппарате и мускулатуре, но в скелете у них замечается сходство с упомянутыми группами. У них сильно развиты бронхиостегальные лучи, а непарная горловая пластинка хотя и есть, но за редким исключением очень незначительных размеров. В скелете плавника у поздних Paleoniscidae базальный элемент почти-что превратился в radiale, как у костистых рыб.

Сходное строение в ряде систем органов в данном случае не может быть объяснено наследием от общих предков.

Все три указанных группы довольно далеко отстоят друг от друга, и ни Lepidosteidae, и ни поздние Paleoniscidae не могут считаться непосредственными предками костистых рыб. Указанные сходные признаки их, повидимому, развивались независимо в каждой группе. Так, горловая пластинка имеется почти у всех первично-позвонковых, из которых мы должны, повидимому, выводить костистых рыб, и даже встречается у наиболее примитивных из костистых.

Мускулатура жаберного аппарата у единственного ныне живущего представителя первичнопозвонковых Amia отличается развитием обеих мышц, редуцировавшихся у Lepidosteidae и костистых. То же надо сказать и о половом аппарате самки, у Amia имеются особые мезонефрические яйцеводы, открывающиеся в полость тела.

Из низших костистых рыб у Osmeridae также имеются подобные яйцеводы, хотя и очень короткие. Скелет грудного плавника для ископаемых предков костистых рыб почти не известен, но у Amia базальный элемент хорошо развит, точно так же он, повидимому, был развит и у более древних Palconiscidae. Объяснить это сходство одинаковыми условиями окружающей среды также весьма затруднительно. Хотя вместе в одном водоеме с Lepidosteus живут некоторые костистые рыбы, но они живут и в других условиях—в морях, океанах и, кроме того, вместе с Lepidosteus встречаются и рыбы с иной организацией: костохрящевые и та же Amia.

Трудно также предположить, что все эти различные системы органов объединены какой-то выполняемой ими общей функцией, как это мы могли показать для некоторых приведенных выше случаев конвергенции нескольких органов. Такую функциональную связь можно, пожалуй, видеть только между жаберной мускулатурой и крышечным аппаратом. Но зато это сходство строения различных групп рыб в нескольких системах органов, связанных с внешней средой, становится понятным, если мы примем существование связей между различными сторонами жизнедеятельности животного. Приведенный пример множественной конвергенции не единичен. Можно привести и другие, например, сходство между высшими моллюсками головоногими и позвоночными. Между теми и другими имеется большое сходство в строении глаз, затем у тех и у других мы имеем увеличение головного мозга и образование прикрывающей его хрящевой коробки—черепа. У многих головоногих имеются парные конечности со скелетом, состоящим из скелета самой конечности и части, лежащей в стенках тела, аналогичной поясу конечности позвоночных. Наконец, как у головоногих, так и у позвоночных мы видим в процессе эволюции аналогичное превращение наружного скелета во внутренний.

Действительно, наружная раковина в процессе эволюции у головоногих покрывается складкой мантии и как бы превращается во внутренний скелет. Это сходство не может быть объяснено ни общностью происхождения, ни одинаковыми условиями существования. Точно так же оно не может быть объяснено сходством единой функции, объединяющей все эти системы. Здесь, как и в первом случае, мы должны предположить наличие связи между различными сторонами жизнедеятельности данных групп животных.

Действительно, если мы имеем совпадение вместе каких-либо двух или более явлений, то правильнее всего видеть здесь не случайное совпадение, а какую-либо связь—прямую друг с другом или же косвенную, когда эти явления связаны независимо друг от друга каким-либо фактором, обусловливающим их каждое порознь.

В рассматриваемых нами примерах мы не можем найти такого обусловливающего отдельные системы фактора. Таким фактором, как мы показали выше, не может быть одинаковая внешняя среда. Нет здесь и прямой связи через единство функции. Естественно, мы должны принять наличие какой-то другой связи. Возможно и даже весьма вероятно, что здесь проявляются также и внутренние общефизиологические связи между системами органов, обусловливающие единство организма, но они не могут в основном обусловливать указанных повторений.

Все повторяющиеся системы—органы дыхания, движения, органы чувств и даже половой аппарат—в своем строении обусловливаются отношением животного к среде, а следовательно, и особенностями самой среды, а потому мы должны думать, что и связь между системами органов, обусловливающая сходство их строения у разных указанных выше групп животных, осуществляется через эту же

среду, т. е., как мы показали, через связь отношений животного к этой среде. Так как каждая из этих систем органов в своем строении обусловлена в основном каким-либо частным отношением, то, следовательно, здесь проявляется связь друг с другом отдельных частных отношений, создающая единство всей жизнедеятельности животного во внешней среде.

Чтобы яснее представить себе, как мы должны понимать характер этих связей, обратимся к разбору некоторых примеров. Легче всего уясняются эти связи в соотношениях между движениями животного и другими сторонами его жизнедеятельности.

Хорошие примеры таких связей дают органы движения и защиты. Филогенетический ряд черепах, установленный Абелем, ясно показывает взаимодействие между характером движения и способом защиты. Вообще черепахи двигаются быстро в воде и тихо на суше.

В своем историческом развитии черепахи при переходе к более водному образу жизни и, следовательно, к большей скорости движения несколько раз теряли панцырь.

С одной стороны, панцырь препятствовал скорости движения, а с другой—становился ненужным, так как животное спасалось от врагов быстротой движения. Наоборот, при переходе к наземному образу жизни и более медленному движению у черепах образовывается твердый панцырь. Связь между быстротой движения и пассивными органами защиты, повидимому, также имеется у броненосцев, ящеров, таких рыб, как морской конек, кузовок.

У ряда малоподвижных животных мы находим также характерный способ добывания пищи путем ее всасывания, а не схватывания.

Такой способ добывания пищи мы находим у ехидны, ящера, у броненосцев, у малоподвижного муравьеда, затем у морского конька, морской иглы.

Весьма вероятно, что и здесь мы имеем дело с действительной связью между движением и способом добывания пищи, так как всасывание возможно только в неподвижном состоянии, хотя бы временном. Таким образом как бы устанавливается связь между движением, способом защиты и характером питания.

Итак, мы видим, что ряд данных из области экологии и морфологии говорит за то, что различные отдельные отношения вида животных к внешней среде действительно взаимно обусловлены и соединены закономерными связями.

Эти связи я предлагаю назвать **экологическими корреляциями**.

Этот термин не новый и предложен Бехером в его работе «Untersuchungen über nichtfunktionelle Korrelation in Bildung selbständiger Skeletelemente».

Под экологическими корреляциями Бехер понимает то явление, когда один и тот же момент условий или образа жизни вызывает прямо или не прямо соответственное изменение многих органов.

Формулировка, даваемая Бехером, очень широка и поэтому несколько неопределенна, но все же из нее можно вывести, что основной упор делается на единство момента внешней среды или образа жизни, через который и устанавливается связь между органами.

Остается, однако, неясным, что же мы должны считать за отдельный момент условий или образа жизни, который обусловливает связь между органами и который, следовательно, повторяется для разных форм.

Мы уже указали, что внешняя среда становится значимой для животного только через его отношение к этой среде, а следовательно, выделение из всего комплекса внешней среды отдельного момента условий возможно только в смысле отдельного момента

отношений животного к этой среде, отдельное же отношение есть не что иное, как отдельная функция; точно так же и отдельный момент образа жизни можно понять только как отдельную функцию.

Таким образом, под понятие экологических корреляций Бехера подойдет ближе всего указанная нами выше связь между органами, объединенными общей функцией.

Экологические корреляции Бехера выражают таким образом связь, идущую через единство функции, а не через единство отношений вида к внешней среде.

По нашему наименованию связей экологические более подходят именно к последнему явлению, когда проявляется взаимозависимость между отдельными отношениями животного к внешней среде.

Возможно также толковать объединяющий момент образа жизни в определении Бехера, как выдвинутое нами понятие частного отношения или даже как целостное отношение, тогда термин Бехера и наш совпадут. Но, повидимому, Бехер, судя по приведенным примерам, не имел в виду единства всей жизнедеятельности животного, а только, как мы сказали, отдельные функции.

Вообще термин корреляция по отношению к организму употребляется для обозначения такой зависимости между строением функций двух (или более) каких-либо органов животного, когда при развитии одного органа или признака будет непременно более развит и другой или же, наоборот, в случаях обратной корреляции при развитии одного органа будет регрессировать другой.

Однако мы, естественно, можем понимать под этим термином также и взаимосвязи различных моментов поведения или состояния животного как одного из видов общего функционирования.

Коррелятивная зависимость может безразлично проявляться как у современных животных, принадлежащих к одной и той же группе, например, виду, или у разных групп, живших в разные геологические эпохи.

Действительно, по существу между тем и другим не имеется принципиального различия, так как сущность связей и в том, и в другом случае может быть одна и та же. Подходя к корреляции, так понимаемой с точки зрения взаимоотношения организма к среде, мы можем распределить корреляции, наблюдаемые у животных, по степени их зависимости от экологических факторов. Этому распределению я отнюдь не хочу придавать значения какой-либо классификации корреляций, а только хочу яснее охарактеризовать выставленное мной понятие экологических корреляций. Во-первых, корреляция органов или их функций может зависеть от внутренней связи. Такими корреляциями являются морфофизиологическая и топографическая корреляции, указанные акад. А. Н. Северцовым; корреляции, связанные с взаимодействием развивающихся органов, и, наконец, корреляции, обусловленные связями наследственных факторов. Другими словами, они все определяются или физиологией организма, или физиологией его развития, так что мы могли бы их назвать **физиологическими корреляциями** в широком смысле, или энтокорреляциями. Во-вторых, орган может связывать общность их функций по отношению к внешней среде. Такие корреляции особенно заметны в органах движения. Как пример может служить обратная зависимость между длиной тела и развитием конечностей, какую мы видим у рептилий (А. Н. Северцов), у амфибий, как, например, Batrachoseps (у длиннотелых рыб брюшные плавники, а иногда и грудные редуцируются).

Другие примеры дает связь формы тела с формой и расположением плавников. Такие корреляции проявляются, как показал А. Н. Северцов, в большинстве случаев субституции функции.

Эти корреляции мы можем условно назвать **функциональными корреляциями**, хотя понятия функциональные и физиологические почти однозначны или, может быть, их лучше назвать **эктокорреляциями**. Наконец, экологические корреляции определяются связями, зависящими от единства всей жизнедеятельности вида, от целостности всей системы отношений, обусловливающих его существование.

Только при признании таких экологических корреляций становятся ясными случаи субституции функции, которые А. Н. Северцов называет субституцией функции равного значения.

Их равнозначность может быть понята только при признании целостности всей системы отношений какого-либо вида животного к среде. В примерах А. Н. Северцова сменяющие друг друга различные органы чувств имеют равное значение только в общей жизнедеятельности животного. Так, глаза наземных амфибий могут заменяться осязательными щупальцами у гимнофион, ведущих подземный образ жизни. Точно так же в области поведения животного спячка может заменить активное питание.

Чтобы еще яснее представить себе, что я разумею под экологическими корреляциями, приведу пример. Так как вопрос об экологических корреляциях — вопрос новый и совершенно не разработанный, вполне доказанных примеров мы не имеем и я могу дать только возможную картину экологических корреляций, не настаивая на действительном существовании именно таких связей. Данные примеры послужат нам только для уяснения характера экологических корреляций. Возьмем дикую лошадь. Она питается травянистой растительностью сравнительно бедных открытых степей и полупустынь, во всяком случае более бедных в некоторые сезоны года. Для добычи достаточного количества корма и воды ей неизбежно быстро совершать большие переходы — откуда быстрота ее движений. При таком образе жизни единственным возможным способом защиты от врагов будет та же быстрота бега на большой дистанции и сверх того для увеличения бдительности — стадность.

Далее для ее детеныша, связанного питанием с матерью, неизбежным является возможность следовать за матерью в наикратчайший срок после рождения, а следовательно, детеныш должен родиться уже достаточно сформированным и крупным; это последнее возможно только при большем периоде беременности и при одном развивающемся зародыше. Рождение только одного детеныша, с другой стороны, связано, как это указывает С. А. Северцов, и с достаточным количеством в стаде взрослых животных, что получается вследствие большой продолжительности их жизни, а эта последняя обусловливается и крупными размерами лошади, благодаря чему количество ее врагов сильно уменьшается. Крупные размеры делают необходимым и большое количество пищи, и, следовательно, больше передвижений.

Таким образом, мы видим, что все жизненные функции лошади могут быть связаны друг с другом неразрывной цепью взаимосвязей и при нарушении одной из них неизбежно должны нарушаться и другие.

Повторяю, что я не настаиваю на существовании именно таких связей, но часть из них кажется довольно очевидной[1].

В пользу возможности других как будто говорят некоторые факты; так, по отношению связи между способом защиты новорожденного и количеством детенышей замечается некоторая корреляция.

---

[1] Некоторые из них указаны, например, у Осборна.

Например, киты, тюлени, приносящие по одному детенышу, не могут прятать их от врагов. Напротив, близкие как будто по образу жизни к лошади мелкие парнокопытные: козы, бараны, обитающие в более пересеченной местности и обладающие сравнительно небольшими размерами, с меньшим риском могут держаться несколько времени на одном месте около менее развитого детеныша и, повидимому, в связи с этим они приносят чаще по два детеныша. Еще в большей части это относится к свиньям.

Итак, принимая во внимание все сказанное выше, мы должны представить себе экологию каждого животного как сложную систему взаимообусловленных отношений животного к среде, связанных закономерными экологическими корреляциями. Мы можем назвать эту систему в отличие от частных отношений системой отношений, или целостным отношением[1].

Вся же система отношений повторяться не может и попытки классифицировать животных сразу по комплексу нескольких частных отношений неизбежно всегда оканчивались неудачей (Friderichs, Кашкаров). Однако эти закономерные экологические корреляции как закономерности проявляются не по отношению к отдельным индивидуумам, а только во множестве индивидуумов образующих вид или другую систематическую группу. Для понимания сущности экологических корреляций это обстоятельство весьма важно; выдвигая понятие экологических корреляций, мы определенно должны подчеркнуть, что отдельные индивидуумы могут вовсе и не вступать в те или иные отношения со средой, свойственные и необходимые всему виду в целом. Они могут уклоняться в совершенно новые невозможные для вида положения. Действительно, большинство индивидуумов умирает гораздо раньше половой зрелости и даже начала самостоятельной жизни, так что не встречается с большинством моментов среды, неизбежных для взрослых членов вида. Далее, и отдельные уже взрослые, половозрелые индивидуумы могут попадать и даже выживать в несвойственных виду условиях, но только в этих условиях они могут или вовсе не давать потомства, или ввиду малого количества уклонившихся индивидуумов и малой выживаемости приплода оно столь незначительно и спорадично, что по истечении короткого времени совершенно пропадает.

Отдельные особи вида могут уклоняться совсем или временно в ту или другую сторону в своих отношениях к среде, и естественный отбор, как сказано, в конечном счете уничтожает эти особи или их потомство. Таким образом, хотя естественный отбор и действует через индивидуумов, из которых состоит вид, но им регулируются только такие отношения к среде, которые обеспечивают не жизнь отдельного индивидуума самого по себе, а достаточное количество особей, достаточное для поддерживания существования вида, который представляет собой непрерывно сменяющееся множество.

Таким образом, под экологическими корреляциями мы разумеем те закономерные взаимосвязи между отдельными сторонами отношений животных к среде, которые необходимы для сохранения вида.

Закономерность экологических корреляций имеет характер статистических закономерностей в отличие от динамических закономер-

[1] Выдвигаемое нами представление об экологии вида как о «системе отношений», как о целом не соответствует понятию жизненной формы (Кашкаров, Friderichs), как это может показаться, так как жизненная форма, судя по приведенным авторами примерам, касается только одной какой-либо стороны жизнедеятельности и соответствует, таким образом, частному отношению или нише. Поэтому жизненная форма может повторяться и быть в той или иной мере типичной.

ностей физиологических корреляций. Правда, следует отметить, что и существование физиологических (морфофизиологических) корреляций, корреляций, проявляющихся в развитии организма или генных связей, обусловливается действием подбора под контролем моментов отношений к внешней среде, поэтому и проявляющиеся в них закономерности до известной степени носят характер статистических закономерностей.

Однако, мы вполне можем различить тип закономерности тех или других корреляций.

Итак, мы должны представить себе вид, род и всякую систематическую единицу, состоящую из постоянного сменяющегося множества индивидуумов, как закономерную, коррелятивно связанную систему, связывающую как морфологические, физиологические в широком смысле слова, так и экологические моменты, систему, охватывающую все жизненные отправления и все стадии организма, начиная с яйца и кончая смертью. Отсюда следует, что не только морфология или физиология всякого вида или рода должна быть специфична, но и специфичной должна быть и его экология, но только эта специфичность не означает, как, впрочем, и специфичность морфологическая, что каждая отдельная сторона этой системы свойственна только данной систематической единице. Специфичность данной системы именно и заключается в построении этой системы, в системе как целом. Поэтому, может быть, попытки найти специфичность отдельных видов в специфике какого-либо одного момента, например, в качественном составе пищи, не всегда оправдывается результатом непосредственного исследования.

Однако совершенно неправильно думать, что вид, как закономерно-коррелированная система, является вполне прочной и постоянной системой и что только изменение внешней среды может ее нарушить. В самой системе вида уже заключаются противоречия, и она отнюдь не может приниматься как гармоничная и равновесная. Действительно, только вид, как мы уже указали, представляет собой постоянно сменяющееся множество, весьма динамическое, сильно изменчивое в своей численности. При благоприятных условиях численность может увеличиться до того, что кормовых ресурсов станет недостаточно и создастся благоприятная почва для эпизоотии. Это положение ведет опять к уменьшению численности, которая может доходить до такой малой величины, что самое существование вида становится непрочным из-за случайных моментов гибели даже небольшого числа особей, в то время как прочие неблагоприятные факторы — недостаток пищи и болезни — отпадают. Таким образом, мы видим, что жизнь вида заключает в себе существенные противоречия и никак не может считаться равновесной и постоянной.

Что касается другого момента указанного выше влияния внешних факторов среды на процесс эволюции, то оно, как мы уже выяснили, определяется отношением животного к среде, а следовательно, свойствами самой системы вида, приобретенными как адаптации в процессе эволюции, а не свойствами и процессами среды как таковой вне отношения к нему организма, и естественный отбор действует только в связи с этими отношениями.

Новая форма — новый вид начинает выделяться тогда, когда у части особей вида изменится отношение к каким-либо моментам среды, например, изменится объект питания, но при этом должны измениться и все другие отношения, тесно коррелированные с характером питания, и естественный отбор пойдет по новому направлению не только по отношению к моментам, непосредственно связанным с питанием, но во всех сторонах целостной системы вида. Только тогда может образоваться новая жизнеспособная система и отсюда

понятным становится, почему отдельные особи, уклоняющиеся только в каком-нибудь одном направлении, не образуют новых форм, если при данной системе невозможно изменение и других отношений.

Изменение же какой-либо важной для вида стороны среды, исчезновение, например, какого-либо пищевого объекта или изменение климата, само по себе должно привести к разрушению системы и исчезновению вида по крайней мере в данном районе обитания, если не разовьется новое отношение и не перестроится вся система, которая есть единство среды и организма. Следовательно, надо думать, что в самой системе уже имеется внутреннее противоречие, приводящее к изменению системы. Каковы эти противоречия, мы в настоящий момент сказать не можем. Возможно, например, что таким противоречием является несоответствие между уменьшением смертности в координированной системе, приводящее к увеличению численности вида и ограниченным количествам пищевых ресурсов доступных при данной системе, т. е. момент, поставленный в центре учения Дарвина. Но если экология вида представляет собой координированную систему, адаптированную и в отдельных сторонах и в целом, то, как мы только что указали, и новое образовавшееся состояние должно представить собой такую же систему, иначе такое множество будет нежизнеспособно. Переход из одной системы в другую может происходить через уклоняющихся индивидуумов.

Такие особи, уклоняющиеся в том или ином отношении, появляются во все время существования вида, но большинство их гибнет, на что мы указывали выше, в той или иной стадии. Только при образовании новой системы отношений, координированной в своих частях, из уклонившихся особей может произойти новое жизнеспособное множество. Если так, то мы должны думать, что, во-первых, переход от одной экологической системы в другую должен происходить не как постепенное изменение, а как скачкообразный процесс, более или менее длительный; во-вторых, что переход из одной системы в другую регулируется какими-то присущими закономерностями, и каждая данная система может перейти не в любую систему, а в закономерно определенную.

Действительно, мы видим, что некоторые более общие системы крупных систематических групп ограничивают этот переход. Так, мы не находим среди земноводных ни одной морской формы, в то время как все остальные классы позвоночных — рептилии, птицы, млекопитающие, рыбы — дают свои морские формы. Обратно, иглокожие ни в настоящее время, ни в прошедшие геологические периоды не имели представителей в пресных водах. Значит, экологические системы семейств, родов, видов не могли перейти в систему, необходимую для жизни иглокожих в пресных водах, оставаясь в то же время системой иглокожих. Но это утверждение не означает, что каждая система имеет только одну возможность и может перейти только в одну определенную систему. Каждая система допускает несколько возможных путей ее эволюции и только существующий в данном месте и в данное время комплекс внешних факторов определяет, в каком направлении может пойти эволюция.

Таким образом, существование каждой системы — вида обусловливается предшествующей системой, из которой она образовалась, а следовательно, и всей предшествующей историей, всеми пройденными стадиями эволюции.

При таком понимании становится ясным, что на вопрос, поставленный в начале статьи, почему в одном и том же месте обитания существуют различно построенные виды, занимающие различные ниши, мы можем ответить указанием на различные пути истории данных видов. Каждый вид может занимать при данном комплексе

внешних условий только свойственную ему и необходимую для него нишу, обусловленную его целостным отношением всей его предшествующей истории. Точно так же понятно, что, несмотря на закономерность перехода из одной системы в другую, никакая система — вид повториться не может, так как не может повториться и весь исторический путь со всеми пройденными этапами. К тому же и внешняя среда не повторяется. Если предположить, что физические и химические факторы — климат, почва и т. д., — несмотря на перемещение полюсов, континентов, морей, все же в общем колебались по всей земле в тех же пределах, то биологическая среда все время претерпевала изменения. Окружающая какой-либо вид биологическая среда в мезозое и в третичную эпоху была совершенно различной. Но, говоря о неповторяемости целых экологических систем, мы, конечно, не можем говорить о неповторяемости отдельных моментов отношений животного к внешней среде — частных отношений. Частные отношения, как мы видели выше, могут повторяться в настоящее время в различных областях и различных или аналогичных сообществах. Точно так же и в предшествующие геологические эпохи могли и несомненно повторялись сходные моменты отношений к внешней среде, аналогичные и весьма близкие, почти тождественные частные отношения. Мы также должны допустить повторение и отдельных связей между частными отношениями, но в различных системах эти сходные частные отношения и их связи, несомненно, должны играть разную роль, обусловленную строением всей системы в целом. К сожалению, об этих вопросах мы принуждены говорить в таких общих отвлеченных выражениях на основании только теоретических соображений, так как вопрос этот совершенно не исследован.

Представление об экологии вида или всякой систематической единицы как о связанной закономерными корреляциями системе выдвигает перед экологией систематических групп или аутоэкологией, как ее иногда называют, ряд задач и проблем. Прежде всего, конечно, необходимо выяснение тех взаимоотношений, в которых вид находится с окружающей средой в связи с теми или другими его жизненными функциями. Такая работа ведется и составляет как раз задачу многих экологических исследований. Но теперь необходимо установить также и те экологические корреляции, которые связывают отдельные стороны экологической системы вида, установить их специфичность и, наконец, что особенно важно, вскрыть те закономерности, которые управляют коррелятивными связями и которые определяют строение системы — вида.

Выяснить эти закономерности и является, по моему мнению, основной задачей экологии как отдельной дисциплины теми специфическими законами, изучение которых представляет основу всякой отдельной науки.

Другой, чрезвычайно важной задачей является выяснение тех законов, которые определяют собой переход из одной системы в другую, т. е. закон экологической эволюции. Эти работы требуют, несомненно, новых методов и подходов. Изучение их должно составить основу нового направления в экологии — эволюционной экологии.

Каковы же пути и методы, которые могут вести к вскрытию указанных закономерностей? Нам думается, что в области экологии накоплен уже большой запас частных фактов и необходимо перейти к обработке этого материала сравнительным методом. Действительно, сравнительный метод является всегда тем необходимым этапом, который ведет от накопления фактов к обобщению и вскрытию закономерностей. В данном случае по отношению к виду необхо-

димо подвергнуть сравнительному изучению экологию одного и того же вида в различных районах и условиях, затем экологию близких видов и, наконец, далеких форм из одного и того же обитания. Эти исследования позволяют выявить специфичность отношений между видом и окружающей средой, а также экологические корреляции и их специфичность для данной группы.

Установив, таким образом, всю систему отношений между видом и средой и коррелятивные связи ее сторон, возможно будет постараться вскрыть и сущность этих связей, но тут уж придется использовать и методы непосредственных наблюдений и экологические эксперименты как в естественных условиях жизни животного, так и в лаборатории. Сравнивая, наконец, системы различных близких и далеких групп, мы можем подойти и к выявлению закономерностей построения экологических систем. Указанные выше сравнительные методы изучения экологии будут характеризовать весь этот путь работы, а потому такое направление может быть названо сравнительной экологией. Сравнительная экология включает и вопросы эволюционной экологии и открывает перед исследователем широкое поле деятельности и должно дать в результате всестороннее знание законов, управляющих жизненными проявлениями животного, и, следовательно, открыть все возможности для использования для нужд человека этих жизненных проявлений.

Резюмируем кратко результаты наших соображений, изложенных выше.

1. Для жизни животного имеет значение не вся окружающая его среда, а только те ее компоненты, к которым у животного имеется определенное отношение, вырабатываемое как адаптация, обусловливающая существование вида и притом только со стороны, обусловленной характером этого отношения. Эти же отношения определяют и роль среды в формообразовании при действии естественного отбора.

2. В связи с каждой из отдельных жизненных функций организма каждый вид занимает по отношению к внешним факторам определенное положение, которое мы можем назвать частным отношением данного вида.

3. Частные отношения вида связаны закономерными связями, которые мы называем экологическими корреляциями в целостную систему отношений.

4. Эволюция видов совершается путем перехода из одной системы отношений в другую действием естественного отбора, причем переход происходит более или менее длительными скачками.

5. Эволюция животных является процессом самодвижения, обусловленного свойствами вида и свойствами среды в их взаимосвязи — через отношение животного к среде.

6. Каждому виду, роду и другой систематической единице присущи специфические системы отношений, закономерно обусловливающие и его морфофизиологические специфичности, которые, в свою очередь, обусловливают эти отношения.

7. Переход от одной системы отношений к другой является закономерно обусловленным.

Образование каждой данной системы отношений ограничивается предыдущей системой отношений, другими словами, всей историей, пройденной видом.

8. Повторение всей системы отношений в животном мире невозможно, в то время как частные отношения могут повторяться.

9. Одной из важнейших задач экологии является выяснение законов построения систем отношений и законов их эволюции.

ECOLOGICAL CORRELATIONS

by V. V. Vasnetsov (Moscow)

The theory of evolution of the organic world is so well founded at the present time that it does not rouse any serious doubt.

As to the factors of the evolutionary process, a vast majority of theories recognizes the important rôle of the outside medium in the transformation of organisms. Without accepting this thesis it would be impossible to explain the organism adaptation to their environment, and the presence of such an adaptation cannot be denied in general.

Darwin, whose theory is to be regarded as the sole scientifically founded materialistic theory of evolution, has precisely built his doctrine of natural selection on the basis of interaction being present between environment and organism. However, even after the recognition of natural selection as the fundamental factor, a number of features, connected with the rôle of environment in the development of forms, remains still obscure to us, as well as the very character of interaction between environment and organism.

In fact, if we take for granted that the environment forms the structure of organisms by means of selection, it is still incomprehensible how may it be that organisms quite differently constructed dwell in the same place and, consequently, under the influence of the same complex of environmental factors; while, on the other hand, a series of similarly formed organs and systems of organs are to be met with in organisms living either under partly similar or even sufficiently dissimilar conditions.

In order to solve such an inconsistency let us turn to a conception, advanced by ecologists and developed particularly by Elton, namely to the conception of the «niche», which the former as well as the latter understand as the place occupied by a certain species in a community of organisms, i. e. peculiarities of those relations which a given species enters into with other members of the same community.

Now as the ecologists consider the relations connected with nutrition as the most important among others, the character of nutrition and relations to other members of a community, ensuing from it, are termed by the «niche» of a species.

There exist no reasons, however, to exclude from the niche all relations to abiotic environment. A certain character of nutrition evokes definite relations to factors even of inorganic nature. Then, it may be added, that specific relations of a species to its environment are due not only to nutrition, but to other important features of life activity, such as escaping from danger and enemies and multiplication. In connection with those features of life activity there arise special forms of relations to the environment, both to the biotic and to the abiotic one. Thus, on the ground of the conception of the niche it becomes possible to built up a new conception of a species complex of relations to its environment, which are connected with some moment of its life activity. To distinguish this new conception from the niche, we shall term it as the partial relation of a species, which will enable us to speak about the partial relation of nutrition, propagation, etc. When speaking about the relations of an organism to its environment, we have all the time a whole species in view, for between separate individuals and their environment there may even exist relations which will not be characteristic for a given species, or relations proper to the latter may be absent with regard, to those individuals; for instance, they can perish at the early stages of development, which is actually the case with most individuals of species.

It is from the conception of partial relation that ensues the conception of interaction between environment and organism and the rôle of the former in the development of animal forms.

Indeed, if each species occupies with respect to environmental factors a special position, determined by the properties of that species already acquired in the course of evolution, and differing from that of another species, which lives in the same surroundings, then both species will be exposed a different influence of that environment, and, therefore, this action of factors would be conditioned by the particularities of relations of a given species to them. The same factor or a complex of factors have a diverse significance for various species and the environment alone cannot determine the character of interaction between itself and the organism. For instance, the free-living and parasitic Copepoda may exist in the same body of water and the same surroundings, but the very fact of a different relation between the parasite and fish which may be an enemy of the free-living crustacean, completely changes the surrounding medium for the parasitic copepod.

The one or the other factor of the environment may either exert some influence on the organism or leave it unaffected at all, depending on the fact whether some connection has been formed between that factor and the organism on the ground of a certain feature in the life activity of the species, thus, for example, the character of the sea bottom may be indifferent for a pelagic organism. In connection with such an understanding of interaction between environment and organism, it becomes clear that the rôle of the former in the formation is accomplished through natural selection and depends upon the relations of the species, which have developed during evolution, to the factors of that environment.

Of course, the character of relations depends upon the properties of the environment as well, but only the relations themselves are the results of fundamental features in the life activity of a species.

Thus, the influence of the environment on the organism is conditioned by relations existing between a species and its medium, while the very character of those relations is certainly determined also by the properties of environmental factors, or, in other words, we have here the unity of environment and organism.

In connection with the conception advanced, i. e. that of partial relation, there arises the question as to the kind of connection which links together partial relations of a species. A series of facts in ecology serves to prove that partial relations of a species are quite regularly connected with and conditioned by one another. The character of nutrition is connected with the particularities of propagation, the latter is in connection with the particularities of propagation, as well in connection with the longevity of individuals and so on. On the other hand, morphological data indicate the existence of the same connections. Thus, in a number of animal group standing wide apart, a similar structure of two or more systems of organs may be regularly recapitulated, those systems having no direct functional connection or any likeness in the surrounding medium. For instance, in vertebrates and cephalopods a resemblance of a great number of heterogeneous organ systems may be observed. Such a recapitulation in structure, which the advocates of autogenesis explain by a regularity in the development, which is not affected by the environment, may be understood from our point of view only as a manifestation of connections between partial relations.

On the basis of the factors indicated we are led to believe that all relations between a species and its environment are regularly connected with each other in a general system of relations, which in order to distinguish it from partial relations may be called the general relation.

We propose to give the name of ecological correlations to correlative connections of separate relations between each other, as they are realized through the interaction of a species and its environment, instead of being brought about by physiological or morphological features of the individual.

Thus, we must imagine a species and every systematical group, consisting of an everchanging multitude of individuals, as a regular correlatively connected system, joining together morphological, physiological as well as ecological features and embracing all the sides of life activity and all the stages of ontogenesis — from the egg till death.

It follows hence that the system of relations or the general relation of a species is specific as well as its morphology and physiology.

Such a regularly connected system cannot be regarded as harmonic, balanced and permanent. The species is all the time in a dynamic variable condition. The number of individuals is seen either to rise — or to fall. Its different partial relations are in contradiction to one another; an increase of food raises the propagation, which finally leads to a diminution of food supply and to an augmentation of the number of enemies.

Owing to such contradictory processes a part of individuals of a species can develop new relations to the factors of environment, for instance, to choose a new kind of food, which will result in natural selection beginning to act in another direction with regard to that group of individuals and their offspring, changing correlatively other partial relations as well. Hence, a new species — a new system is formed.

That is the way in which according to our point of view the species evolution takes place; consequently it proceeds by means of saltations, despite the gradualness in the changes of separate generations. A transition from one system to another takes place regularly. The preceding system of a species conditions the possibility of transition to a certain new system but not monotypically, for there are always a number of possibilities of which only one or generally a small part can be realized. It may be concluded that the recapitulation of morpho-physiological characters, i. e. parallelisms and convergence, depends upon the regularity of the construction of a system and of the transition to a new one. However a complete recapitulation cannot occur, as it is impossible to recapitulate the whole historical path a species had to pass.

The conception of the ecology of a species or any taxonomic unit as of a system connected by means of regular correlations offers a number of tasks and problems to ecology. First of all it is necessary, of course, to elucidate those interactions which exist between the species and its environment in connection with certain features of its life activity, to establish at the same time those ecological correlations, which join together separate sides of the ecological system of the species, to ascertain their specificity and finally, which is particularly important, to find out the regularities governing the correlative connections and determining the construction of a system, i. e. of a species.

In my opinion the clearing up of the above regularities forms the principal problem of ecology, as a separate branch of science. That is to be done by applying those specific laws, the study of which represents the basis of every science.

The second extremely important task consists in elucidating those laws, which determine the transition from one system to another, i. e. the law of ecological evolution.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 4

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОЧЕРКИ

Проф. В. А. Догель

Из кафедры зоологии беспозвоночных ЛГУ

Многолетнее чтение курса сравнительной анатомии беспозвоночных, естественно, приводит к ряду обобщений и сопоставлений, имеющих некоторый научный интерес. В этом смысле штудирование всего огромного многообразия форм, составляющих группу Evertebrata, дает даже бо̀льшие возможности, чем изучение позвоночных животных, ограничивающихся сравнительно небольшим числом однотипных представителей. Соответственно с обширностью материала метод его обработки, однако, в значительной мере меняется. В сравнительной анатомии позвоночных преимущественное, если не исключительное внимание уделяется вопросу о гомологиях, об изменениях одного и того же органа у различных, сравнительно близко родственных форм. В сравнительной анатомии беспозвоночных, наряду с интересами того же порядка, не меньшее значение приобретает вопрос о возникновении аналогичных органов, имеющихся у форм, иногда совершенно не родственных друг другу. Выяснение этих вопросов подводит нас к установлению закономерностей в способе развития органов того или иного типа во всем животном царстве. Вследствие этого получается в одних случаях погружение в глубь вопроса, а в других случаях, наоборот, взгляд, брошенный с высоты и в более общих чертах на все главные группы беспозвоночных. Примеры и того и другого подхода встретятся нам в данных сравнительно-анатомических очерках.

1. К ВОПРОСУ ОБ ЭВОЛЮЦИИ СТРОЕНИЯ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

При сравнительном исследовании половой системы беспозвоночных, начиная с Bilateria или Triploblastica, на первый взгляд получается довольно безотрадная картина. Громадное разнообразие половых аппаратов, кажущаяся бессистемность их распределения порой у очень близких животных групп, часто встречающаяся сложность половой системы у просто организованных животных при ее простоте у более высокоорганизованных групп — все эти обстоятельства вносят большую путаницу в понимание эволюции полового аппарата и затрудняют установление каких-либо закономерностей в процессе эволюции. Однако при более внимательном изучении вопроса такие закономерности удается обнаружить, и ход эволюции полового аппарата в животном мире приобретает очень интересный характер.

Для того чтобы в дальнейшем получить прочный критерий при оценке этой эволюции, укажем прежде всего те главные категории постепенного (не филогенетически, а морфологически) усложнения половой системы, которые можно установить среди беспозвоночных.

Классифицируя половой аппарат Evertebrata, мы прежде всего делим последних на две больших группы по характеру выведения

наружу половых продуктов, а именно в наиболее простых случаях половые клетки выходят наружу просто разрывом прилегающих к гонадам стенок тела, т. е. особые половые протоки отсутствуют. Этот первый тип половой системы является единственно существующим у Spongia и Coelenterata. В других же типах подобное устройство встречается лишь спорадически у некоторых высших червей (Capitellidae, Glyceridae, часть Bryozoa), у некоторых иглокожих (Crinoidea), а среди хордовых у Appendiculariae и Acrania.

Дальнейшая наша классификация предусматривает животных с диффузным яичником, у которых яйца лишены совместной локализации и развиваются поодиночке (нет типичного яичника), и животных с типичной многоклеточной женской гонадой. Среди перечисленных выше форм к первому подразделению принадлежат Spongia, Hydra, некоторые Bryozoa, ко второму — все прочие.

Переходом к следующей большой категории служат очень немногочисленные животные, у которых половые продукты выводятся через особые протоки, но крайне просто устроенные, и притом временные, образующиеся лишь к периоду созревания половых клеток. Переходом от предыдущего типа к данному можно считать мужскую систему Crinoidea. Живчики выходят у них из пиннул разрывом наружной стенки тела, но на заранее проформированных местах.

Вполне к данному разделу относится, быть может, лишь мужской аппарат Appedinculariae, у которых ко времени созревания спермиев образуется по короткому семяпроводу на вершине каждого семенника.

Но у громадного большинства животных имеются постоянно существующие специальные половые пути, которые остаются и вне периода размножения. Этот громадный раздел можно диференцировать на группы, лишенные совокупительных органов, т. е. с наружным оплодотворением, и на обладающие совокупительным аппаратом группы (с внутренним оплодотворением).

У первой категории выводные протоки гонад отличаются обычно простотой строения, так как при наружном оплодотворении единственной их функцией является выведение из тела половых клеток. При этом у одного ряда форм этой категории половые протоки составляют непосредственное продолжение гонад. Таковы Nemertini, Priapulida, все Echinodermata (кроме Crinoidea), некоторые моллюски (Amphineura, Lamellibranchia) и почти все низшие Chordata (Enteropneusta, Ascidiae, Salpae). У другой категории половые протоки не находятся в непосредственной связи с гонадами, и ими служат обычно метанефридии. Такая система наблюдается у всех Polychaeta, Echiurida, Gephyrei, Brachiopoda, части Lamellibranchia.

Животные, обладающие совокупительным аппаратом, отличаются значительно большей сложностью строения половой системы не только в отношении протоков, но и в отношении самых гонад. Так, например, в женской системе мы здесь часто встречаемся с превращением части яичников в желточники. Кроме того, половые пути приобретают большое количество дополнительных приспособлений. Эти приспособления в одних случаях служат лишь для хранения половых клеток: семенные пузырьки в мужской, семяприемники и матка в женской; другая серия приспособлений носит питательный характер (белковая железа Gastropoda), третья — для образования оболочки яиц и коконов: скорлуповые железы, нидаментальные железы женского аппарата. Некоторую параллель с этой последней серией приспособлений в мужской системе образуют участки полового пути, в которых образуются сперматофоры, т. е. окруженные оболочкой скопления живчиков. В особо сложных случаях женская система имеет даже специальное вместилище для принятия семени во время копуляции — совокупительная сумка.

В мужской системе почти все представители данного большого комплекса форм (кроме аберрантных случаев Oligochaeta и Pseudoscorpionidea) развивают специальный копулятивный аппарат. Последний может быть двоякого характера. А именно, преимущественно у животных, лишенный конечностей, щупалец и других придатков, копулятивный орган есть образование, специально возникающее для своего непосредственного назначения. Сюда относятся Rotatoria, Acanthocephala, Nematodes, Platodes, почти все Gastropoda, немногие раки (Daphnella, Priapion, Cirripedia), Phalangidea, многие Insecta. У другого ряда животных, снабженных конечностями или щупальцами, часть этих придатков меняет функцию и превращается в копулятивные органы. Здесь, следовательно, половая функция этих органов является вторичной. Сюда относится большинство членистоногих, у которых совокупительную роль играют конечности туловища (Crustaeca, Diplopoda, часть Acarina, часть насекомых) или головного отдела (педипальпы Araneina, головные, хотя и происходящие за счет ноги, щупальцы Cephalopoda).

Мужские половые органы животных с копулятивным аппаратом столь многообразны, что из них трудно построить морфологический ряд в порядке возрастающей сложности строения. Это легче удается по отношению к женской половой системе тех же организмов. Первыми по порядку располагаются животные, у которых яйцевод простой, не диференцированный на участки (Oligochaeta, Crustacea). Далее следуют формы с половым протоком, диференцированным на отделы, но лишенным специальных питательных приспособлений. Проще всего обстоит дело, когда конец женского полового пути изменяется для принятия penis в особое влагалище (Brachyura, Rotatoria). Далее прибавляется диференцировка матки, т. е. отдела, где яйца выдерживаются в течение известного срока (Nematodes, Acanthocephala, часть Prosobranchia и Cirripedia). Еще дальше женская система приобретает семяприемник (Protracheata, часть Insecta), а иногда и совокупительную сумку (часть Insecta).

Наконец, есть третья категория животных, у которых, наряду с диференцированным на участки женским протоком, женская система снабжается разного рода питательными приспособлениями. Такова женская система Gastropoda с их белковой железой, а в особенности половые органы части Turbellaria и всех Trematodes и Cestodes. Здесь максимальное усложнение женской половой системы достигается превращением части яичников в желточники. Таким образом, женская половая система животных, обладающих копулятивным аппаратом, дает следующий ряд постепенных усложнений у разных групп животных, которые мы располагаем в порядке сверху книзу: I. Oligochaeta, часть Crustacea. II. Rotatoria, Brachyura. III. Nematodes, Acanthocephala, часть Prosobranchia, Cirripedia. IV. Protracheata, часть Insecta. V. Часть Insecta. VI. Gastropoda, часть Turbellaria, Trematodes, Cestodes.

Все сказанное выше о половой системе ясно показывает, что она меньше большинства других систем идет в ногу с общим усложнением организации той или иной животной группы. Правда, наиболее простые состояния половой системы мы встречаем у двух низших типов Metazoa, а именно у губок и кишечнополостных, но зато, начиная с типа червей, изменения половой системы не обнаруживают особой закономерности. Так, у Platodes, т. е. низших представителей червей, половая система достигает высших степеней сложности строения: по сравнению с плоскими червями половая система всех прочих беспозвоночных оказывается более простой. Очень трудно понять причины, вызывавшие такое из ряда вон выходящее усложнение половой системы, в особенности при сравнении с

весьма простой половой системой их дальних родичей Ctenophora. Единственная общая для обеих этих групп черта—гермафродитизм. Но вся сложнейшая система выводных путей совокупительных приспособлений есть новоприобретение Platodes. Перемена плавающего образа жизни Ctenophora в ползающий при переходе к низшим червям вряд ли является, казалось бы, достаточной причиной для упомянутого усложнения. Однако первые признаки усложнения показываются именно у некоторых аберрантных ползающих Ctenophora. У Coeloplana семенники приобретают короткие простые семяпроводы, а в женской системе развиваются семяприемники в виде мешотчатых впячиваний стенки тела. При просмотре всего разнообразия животных форм невольно рождается мысль, что решающим моментом в первичном усложнении половой системы и в приобретении внутреннего оплодотворения (а эти два момента более или менее совпадают друг с другом) явился переход от Diploblastica к Triploblastica, и притом именно к низшим Triploblastica, еще не имеющим целома. Развитие сложной половой системы совпадает с развитием третьего зародышева пласта. В самом деле, половую систему с диференцированным копулятивным аппаратом, а часто и со сложным устройством гонад (гермарии, вителлярии) и дополнительных аксессуаров (совокупительная сумка и др.) мы находим у всех низших, а именно у бесполостных и первичнополостных червей: Platodes, Nematodes, Acanthocephala, Rotatoria, Kinorhyncha. Кажущиеся исключения (Nemertini) подтверждают правило. Указания на остатки целома у Nemertini, наличие у них кровеносной системы заставляют многих авторов думать, что Nemertini суть Coelomata с вторично редуцированным целомом. К этой же точке зрения готовы примкнуть и мы. Вот почему при значительном сходстве с ресничными червями немертины так сильно разнятся от них в половой системе. Последняя ограничивается простыми половыми мешочками, которые ко времени половой зрелости приобретают короткие прямые протоки.

Чрезвычайно интересен следующий этап эволюции половой системы. Можно определенно говорить, что образование целома приводит, по крайней мере вначале, к упрощению полового аппарата и к возврату к наружному оплодотворению. Все высшие черви свидетельствуют в пользу нашего утверждения. Действительно, замечательная простота половой системы у всех Polychaeta, Echiurida, Gephyrei, Bryozoa, Brachiopoda, Chaetognatha говорит сама за себя. Получается впечатление, что вытеснение первичной полости тела целомом явилось громадным сдвигом, опрокинувшим прежние отношения полового аппарата, разрушившим прежние половые пути и заставившим, если можно так выразиться, животных, приобретших целом, пользоваться в качестве половых протоков большей частью услугами выделительной системы (метанефридии). У высших червей специальные половые протоки вырабатываются крайне редко и и крайне простого устройства (Priapulida).

Самый способ возникновения целома, кстати сказать, не имеет в процессе упрощения половой системы никакого значения. Чрезвычайную простоту полового аппарата мы находим не только у поименованных выше Protostomia, но и у всех низших, не обладающих целомом Deuterostomia: все Echinodermata, Enteropneusta, Tunicata, Cyclostomata, Pisces, Amphibia. У всех этих групп имеется и наружное оплодотворение. Вторична ли здесь простота половой системы (как у целомических Protostomia) или первична, зависит от того, имели ли Deuterostomia первичнополостных предков или же произошли прямо от Coelenterata. В первом случае простота полового аппарата Deuterostomia есть результат упрощения, совершившегося

в процессе приобретения целома их первичнополостными предками. Во втором случае простота половой системы Deuterostomia носит первичный характер.

Однако простое устройство половой системы всех Coelomata при дальнейшем ходе эволюции испытывает несомненное усложнение. Происхождение последнего легче всего устанавливается у Deuterostomia. Во всем типе Echinodermata половая система остается простой. В типе Chordata фактором, определяющим усложнение полового аппарата, служит переход к наземному образу жизни. Связь эта так же почти закономерна, как связь между развитием воздушного дыхания и наземной жизнью. У рептилий и птиц половая система усложняется сравнительно слабо, хотя в их мужском аппарате развивается копулятивный орган, а в женском — приспособления для выделения сложных яйцевых оболочек. Своего максимума достигает усложнение у млекопитающих, где половой аппарат оснащается целой серией дополнительных желез, сложнейшего устройства penis и т. д.

Переход к наземному образу жизни повлек за собой необходимость внутреннего оплодотворения, последнее вызвало к жизни развитие всего полового аппарата. У млекопитающих дальнейшим условием, способствующим диференцировке половой системы, был переход к живорождению, повлекший за собой прежде всего усиленное развитие матки и т. д.

Возвращаясь к Protostomia, мы находим вопрос о дальнейшей эволюции половой системы у Coelomata несколько более запутанным. Упрощение полового аппарата, вызванное развитием целома, оставляет за собой известный период последействия, за которым следует период вторичного усложнения. Период последействия имеет у разных групп неодинаковую длительность. Так, ряд этапов вторичного усложнения имеет место уже в пределах группы кольчецов (Annelides). Первый этап усложнения наблюдается у Oligochaeta, где оно, однако, не идет далеко и где даже оплодотворение, собственно говоря, сохраняет характер наружного. В самом деле, яйца оплодотворяются уже по выходе из влагалища в образованной за счет пояска студенистой муфте. Продолжение того же процесса усложнения иллюстрируют пиявки. У них сохраняется общий план строения половой системы Oligochaeta — филогенетическое наследство, — но оплодотворение становится настоящим внутренним, и вырабатывается сложный совокупительный аппарат. Вряд ли можно объяснить это изменение переходом к пресноводному образу жизни, ибо большой процент пиявок (Ichthyobdellidae) живет на морских рыбах, да и Oligochaeta, от которых происходят пиявки, уже ведут жизнь в пресных водоемах. Паразитический образ жизни также тут не причем, так как многие пиявки свободноживущи или лишь кратковременно присасываются к хозяину. Скорее на усложнение полового аппарата повлияла вторичная деградация целома и развитие у пиявок паренхимы. Если это так, то усложнение половой системы можно, подобно многим другим признакам пиявок, рассматривать как черту совпадения с паренхиматозными Platodes. Путь возникновения этого сходства состоит из двух этапов: сходный образ жизни (эктопаразитический) приводит пиявок к конвергенции с сосальщиками в смысле уплощения тела, образования присосок и разрастания паренхимы: исчезновение целома и паренхиматозность приводят к усложнению полового аппарата.

Тип моллюсков в лице низших своих представителей (Amphineura, часть Lamellibranchia, низшие Prosobranchia) в общих чертах еще сохраняет простую организацию половой системы высших червей. Правда, у большинства Prosobranchia вырабатывается внутреннее

оплодотворение, но положение и устройство мужского совокупительного аппарата в виде вторичной надставки полового пути ясно показывают, что внутреннему оплодотворению у них еще недавно предшествовало наружное. У Cephalopoda, несмотря на очень высокую общую организацию этих животных, половая система тоже обнаруживает существование черты первоначально простой организации: копулятивный аппарат самца лишен непосредственной связи с половым отверстием и представляет опять-таки вторичную надставку полового пути. Все указанные отношения расцениваются нами как известное последействие упрощения половой системы, совершившегося в группе целомических высших червей, с которыми генетически связаны моллюски. Только у двух отрядов брюхоногих, а именно у Pulmonata и Opisthobranchia, половой аппарат достигает сильного усложнения (гермафродитная половая система, питательные приспособления, связанный с самым половым отверстием и сложно устроенный penis и т. д.). В возникновении этого усложнения, вероятно, играло роль несколько факторов: прекращение последействия, унаследованного от высших червей, редукция целома, переход Pulmonata к наземной жизни. Интересно отметить, что у такой в общем монолитной группы, каковы Mollusca, копулятивный мужской орган диференцируется тремя разными способами (Prosobranchia — Pulmonata, Opisthobranchia и Cephalopoda). Это безусловно говорит в пользу сравнительно недавнего его возникновения, которое протекало в пределах типа независимо у разных его представителей.

Вторая ветвь, берущая начало от целомических червей, а именно тип членистоногих, очень рано освобождается от упрощения половой системы, постигшего Annelides. Членистоногие уже с самых низших представителей (Branchiopoda, Copepoda) приобретают внутреннее оплодотворение и ряд усложнений полового аппарата. У Crustacea причины, приведшие к усложнению, пока не поддаются выяснению; быть может, и здесь сыграла известную роль перестройка и редукция целома. У Arachnoidea и всех Tracheata (Protracheata, Myriapoda, Insecta) могучий толчок к усложнению половой системы дал выход их на сушу, который имел здесь не меньшее значение, чем у Vertebrata.

Итак, в развитии половой системы Metazoa намечаются следующие главные этапы. Наиболее простая половая система имеется у двуслойных животных, или Diploblastica. В этом отношении Spongia и Coelenterata представляют первый этап эволюции. Эта простая половая система испытывает у низших червей резкое и разностороннее усложнение (второй этап). Далее мы наблюдаем кажущееся на первый взгляд парадоксальным упрощение полового аппарата у высших червей и других животных (Echinodermata, низших Chordata) с хорошо развитым целомом (третий этап). Наконец, четвертым и последним этапом является вторичное усложнение половой системы у большинства Mollusca и всех Arthropoda (и высших Vertebrata).

Остановимся теперь вкратце для того, чтобы суммировать те причины, которыми могут вызываться наиболее серьезные изменения половой системы, или те обстоятельства, при которых эти изменения происходят. Слово «обстоятельства» более осторожно, ибо далеко не всегда можно поручиться за истинную причину изменений; хотя обстоятельства, при которых они совершаются, не вызывают сомнений.

Часть упомянутых причин носит явно адаптивный характер. Так, один из самых мощных стимулов к выработке копулятивного аппарата внутреннего оплодотворения, а вместе с тем и к усложнению строения всей половой системы, есть переход к наземному образу жизни. Все крупные группы животного мира, выходящие на сушу,

испытывают влияние этого перехода: Pulmonata, сухопутные Arthropoda, Amniota среди позвоночных.

Влияние здесь двояко: с одной стороны, выход на сушу немыслим без перехода к внутреннему оплодотворению со всеми его последствиями; с другой стороны, на суше появляется усиленная необходимость в выработке для яиц приспособлений в виде скорлупы и т. п., что, в свою очередь, отражается на строении половых путей. Дальнейшим следствием адаптации к наземной жизни у высших Vertebrata явилось живорождение как особый вид защитного приспособления для развивающегося яйца. Таким образом, и живорождение, вызывающее изменения в женской системе, есть причина адаптивного свойства. В качестве причины адаптивного свойства мы с некоторым колебанием выставили переход от плавающего образа жизни (Ctenophora) к ползающему (Platodes).

Влияние этой причины трудно обосновать, потому что явных примеров подобного перехода, затрагивающих большие группы, не так много. Кроме Turbellaria, можно, пожалуй, указать лишь на большинство высших раков, у которых в движениях преобладает ползание, тогда как у низших — плавание. Влияние ползающего образа жизни может сказываться в том, что он по сравнению с плавающим несомненно представляет больше удобств для тесного контакта между полами для копуляции, а значит и для внутреннего оплодотворения с его последствиями для половой системы.

Нелишним будет обсудить, какое влияние на половую систему может оказывать третий основной тип образа жизни, а именно прикрепленный. Нам думается, что сидячий образ жизни не оказывает в данном отношении какого-нибудь единообразного влияния. В одних случаях половая система при сидячем образе жизни должна иметь наиболее простой характер ввиду полной недосягаемости одной особи животного другими, что мы имеем у гидры, губок, плеченогих, прикрепленных пластинчатожаберных. Способ оплодотворения у таких форм очень напоминает анемофильное оплодотворение растений: половые продукты обоего или одного (мужского) пола просто выпускаются наружу и более или менее случайно сталкиваются с половыми продуктами противоположного пола.

В других случаях процессы оплодотворения, наоборот, приобретают очень сложный и аберрантный характер, напоминая собой до известной степени энтомофильное оплодотворение у растений. Только роль насекомых опылителей здесь играют подвижные карликовые самцы (Bonellia, Cirripedia). Простота половой системы Echinodermata, быть может, представляет филогенетическое наследие сидячего образа жизни и анемофильного оплодотворения их предков.

Наконец, иногда адаптацией к сидячему образу жизни и к затрудненному перекрестному оплодотворению является гермафродитизм, как, например, у Cirripedia, у некоторых неподвижных Lamellibranchia (Ostrea). Однако мы должны предупредить, что в общем масштабе мы отнюдь не считаем гермафродитизм более сложным типом половой системы, чем раздельнополость. Это есть два различных состояния, в которых половая система встречается в животном мире, и только. Которое из них является более примитивным и простым, мы в настоящее время сказать не в состоянии.

Иной и, судя по тем данным, которыми мы обладаем в настоящую минуту, не адаптивный характер, имеют некоторые конструктивные изменения организмов, отражающиеся и на половой системе. Так, мы уже видели, какое громадное модифицирующее влияние на половую систему оказывает появление целома. Кроме того, можно наблюдать, что паренхиматозный тип строения способствует усложнению половой системы. Мы уже видели примеры такого действия

на половой системе Platodes, Hirudinea, Gastropoda. Можно привести еще один хороший пример (указанный нам А. В. Ивановым). Группа Myzostomida, находящаяся в тесной генетической связи с Polychaeta, приспособляется к паразитизму и приобретает паренхиматозное строение. Параллельно с этим половая система данных животных весьма усложняется, приобретается внутреннее оплодотворение и т. д. Наконец, как третий момент влияния неадаптивного характера мы провизорно указывали на переход от двуслойного к трехслойному строению, от Diploblastica к Triploblastica.

Скрещивание влияний. Итак, мы видели, что половая система, как и другие системы органов, находится под влиянием сложного комплекса факторов адаптивного и неадаптивного свойства. Различные факторы действуют в различном направлении, а потому и влияния этих факторов то суммируются, то, наоборот, оказываются противодействующими одно другому. Сила действия одного и того же фактора у различных животных тоже может варьировать, а потому в окончательном формировании половой системы у любой группы Evertebrata принимает участие сложный переплет отношений, нередко трудно поддающийся учету. Так, у Nemertini мы видели, что решающее значение приобретает исторический фактор — происхождение от целомических предков, — тогда как переход к паренхиматозному строению не успел отразиться на половой системе. У пиявок и Myzostomida паренхиматозное строение и паразитический образ жизни, напротив, сильнейшим образом повлияли на половую систему в сторону усложнения, преодолев влияние происхождения этих групп от вторичнополостных Polychaeta.

Ароморфозы и адаптации. В отношении полового аппарата коренные перестройки типа ароморфозов имели место очень редко. У Protostomia нам представляется возможным указать лишь два переломных момента: это изменения, происходящие на грани Diploblastica — Triploblastica и на грани между первичнополостными и бесполостными животными. Все остальные изменения представляют собой результат адаптаций к различным условиям и в различных направлениях. Адаптации, следовательно, играли очень большую роль в изменениях половых систем, чем, быть может, отчасти и объясняется пестрота отношений, наблюдаемых в половой системе многих, даже близко родственных между собой групп.

В заключение нам хотелось бы сказать, что изменениями половой системы управляют те же самые закономерности, те же явления аромофозов, адаптаций, филогенетических воздействий, которыми регулируется и весь ход эволюции животного мира в дарвиновском ее понимании.

ON THE EVOLUTION OF THE GENITAL SYSTEM OF INVERTEBRATES

by V. A. Dogiel (Leningrad)

Summary

The evolution of sex organs in the animal world, particularly among Triploblastica, represents a very intricate picture, rather difficult to disentangle. In Diploblastica (Spongia and Colenterata) the genital system, as might be expected is most simply arranged. The gonads have no ejaculatory ducts, so that the germ cells are merely conveyed to the exterior through the rupture of the body-wall. However, it is in the most primitive Triploblastica, namely in Platodes, that the genital system

attains the highest level of differentiation ever observed in the animal world. In the author's opinion the reason of this circumstance is to be found in the transition of Platodes to the creeping mode of life and in the differentiation of the mesoderm. The fact that in aberrant creeping Ctenophora (Coeloplana) male sex gonads develop ejaculatory ducts, while seminal receptacles are founed in the female system, speaks in favour of the complication inducing effect of the creeping mode of life. As to the differentiation of the mesoderm, itis not to be denied, that in all lower worms having an intermediate germinal layer, but without a coelome, there exists a rather or even a very complicated genital system with a copulation apparatus and internal fertilization (Platodes, Nematodes, Acanthocephala, Rotatoria, Kinorhyncha). As soon, however, the coelome is formed in higher worms, the genital system undergoes a considerable simplification, which represents a very important moment in the evolution of Triploblastica. Indeed, the extreme simplicity of the genital system of Polychaeta, Echiurida, Gephyrei, Bryozoa, Brachiopoda, Priapulida, Chaetognatha is indubitable. Almost all the worms with a secondery body-cavity are deprived of special genital ducts and organs of copulation. The formation of the coelome has apparently exerted a suppressing influence on the already present genital ducts of a complicated structure and led to the reorganisation of the whole genital system. At the same time the way itself in which the coelome originated did not play a particular rôle, as a simple (or simplified) genital system may be found not only in Prostomia, but in most Deuterostomia (e. g. in all Echinodermata and all Chordata with the exception of Amniota). The existence of a stage with a more complicated arrangement of the genital system in Deuterostomia before that of a simple one depends on their possessing three-layer ancestors which at the same time had a primary body-cavity or parenchima instead of a coelome. It is only in the further course of evolution that the simple (or simplified) genital system of Coelomata is seen to undergo complications. In higher Deuterostomia the internal fertilization and the complication of sex organs, connected with it, are caused by the transition to a terrestrial mode of life (Amniota). In Protostomia the further evolution of the genital system proceeds in the following manner: the simplification of the genital apparatus, induced by the development of the coelome, is retained in various groups of Protostomia in the course of a more or less prolonged period of time. Then the genital system begins to become complicated once more, which is already observed in some Chaetopoda, e. g. in Oligochaeta. In Hirudinea there remains in general the same scheme of the genital system organisation as in Oligochaeta, but they acquire a copulation apparatus, highly differentiated genital ducts, provided with accessory glands, and an internal fertilization. According to the author such a modification was caused by the fact, that the leeches had experienced a reduction of the coelome and acquired a highly developed parenchyma, resembling the lower worms with respect to those characters. The lower molluscs (Amphineura), a part of Lamellibranchia, the most primitive among Prosobranchia still retain in their genital system the simplicity of organisation, reminding that of the coelomatic worms. Although most of Prosobranchia already possess a copulation apparatus, their penis, however, is set for apart from the genital aperture, representing a new structure of recent formation. In both remaining orders of Gastropoda the genital apparatus becomes complicated in many respects (hermaphroditism, nutritive adaptations, a well developed penis, lying just at the genital aperture, etc.). It is probable that in these groups the phylogenetic influence of their coelomatic ancestors became gradually lost. On the other hand the development of a complicated genital apparatus in most Gastropoda may be explained by a reduction of the coe-

bome; in Pulmonata their transition to a terrestrial mode of life is seen to act in the same direction. It is of interest, that despite the great uniformity of the Mollusc type, their male genital organ becomes differentiated in three diverse ways (Prosobranchia, Pulmonata, Cephalopoda). Arthropoda soon lose the simplified genital apparatus which characterises their ancestors, i. e. Polychaeta. Even the lowest among crustaceans (Branchiopoda, Copepoda) have an internal fertilization, being provided with a rather highly differentiated genital apparatus.

The reasons, which have regulated the complication of the genital system in Crustacea, do not lend themselves to elucidation. It may be that in this case too, the reduction of the coelome was exerting its influence. In Arachnoidea and in all Tracheata the transition to a terrestrial mode of life represented that powerful factor which had stimulated the differentiation of the genital apparatus. Thus, in the evolution of the genital system of Metazoa three principal stages may be distinguished: the most simple organisation (first stage) is observed in the genital apparatus of Diploblastica. This primitive genital system in lower worms (second stage) differentiates into an extremely complicated apparatus. Further of there occurs a sharp simplification of the genital system in higher coelomatic worms and in general in all animals supplied with a well-developed coelome, i. e. both in Echinodermata and lower Chordata (third stage). The fourth and last stage of the evolution of the genital system is represented by its secondary complication in most Mollusca, all Arthropoda and higher Vertebrata. By summarizing all the circumstances, under which the complication of the genital system takes place, the following picture is obtained: in many occasions the causes, leading to the development of the internal fertilization, the copulation apparatus, etc., are of an adaptive character. Thus the transition to a terrestrial mode of life often acts in this direction (Pulmonata, Arachnoidea, Tracheata, Amniota). Viviparity, leading to a series of complication in the genital system (female in particular) is the second adaptation to a terrestrial mode of life. The third cause of an adaptive character seems to consist in the transition from a swimming life (Ctenophora) to a creeping one (Turbellaria).

In other cases the modifications of the genital apparatus take place without any connection with adaptation. In certain groups some alterations in the general organisation scheme serve as a motive force in the modification of the genital system.

Doubtless the development of the coelome acts in the same direction. On the other hand it may be observed that a parenchymous structure of the body is always accompanied with a genital apparatus of complicated arrangement (Platodes, Hirudinea, Gastropoda).

The simple structure of gonads in Nemertini seems to be in contradiction with the above stated conclusions. There are some solid data, however, which lead to the supposition that Nemertini once possessed a well-developed coelome.

In the latter case the primitive organisation of their genital system may be considered as an inheritance from their ancestors, which has not yet been eliminated by the development of the parenchyma. At last, the transition from a two-layer to a three-layer condition become the third factor of a non-adaptive character, influencing the genital system in the sense of its complication.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 4

МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС КАК АДАПТИВНЫЙ ПРИЗНАК ВИДА

Н. И. Шапиро

Из лаборатории генетики МГУ

I

В последние годы мутационный процесс является объектом усиленного изучения. Это объясняется, с одной стороны, открытием мутагенного действия X-лучей, позволившего значительно глубже заглянуть в физиологические закономерности этого процесса, а с другой—начавшейся усиленной разработкой генетико-эволюционных вопросов, заставивших, в свою очередь, более подробно изучить значение мутационного процесса для эволюции.

Указанные нами два момента собственно и определили те подходы при изучении мутационного процесса, которые характеризуют современные работы, посвященные этому вопросу.

При первом подходе генетик изучает закономерность мутационного процесса как особые физиологические закономерности, пытаясь при этом выявить те его особенности, которые связаны, с одной стороны, со структурой генов, а с другой со спецификой действующих мутагенных агентов (X-лучи, температура и др.).

При втором подходе мутационный процесс рассматривается исключительно как источник наследственной изменчивости и было бы правильнее сказать, что при втором подходе изучается не мутационный процесс как таковой, а его продукт—мутации и их роль в эволюции.

Наряду с этими двумя подходами к изучению мутационного процесса намечается в настоящее время также еще третий. Мутационный процесс представляет чрезвычайно важное с точки зрения эволюционной целесообразности свойство организма и как таковое должно находиться под неослабным контролем естественного отбора.

Вид заинтересован в возможности оптимального использования мутационного процесса и в силу этого не подлежит сомнению, что в течение эволюции у организмов выработался целый ряд особенностей, дающих возможность наилучшего использования этого процесса. Возможно, что в ходе эволюции сами закономерности мутационного процесса подверглись изменению. Другими словами, те закономерности мутационного процесса, которые нами изучаются сегодня, возможно, являются продуктом длительной эволюции, в течение которой изменился целый ряд его основных свойств (темп мутирования, соотношение различных типов мутации и др.).

В силу сказанного мы считаем возможным подвергнуть рассмотрению мутационный процесс как определенное адаптивное свойство организма.

С самого начала нужно говорить, что мутационный процесс не есть обычное, рядовое адаптивное свойство организма, каким является любая нормальная физиологическая реакция. Мутационный процесс представляет собой чрезвычайно своеобразное адаптивное свойство.

Основное своеобразие мутационного процесса заключается в его двойственности.

С одной стороны, мутационный процесс, поскольку он осуществляется у единичной особи, является закономерностью физиологической, с другой—поскольку мутационный процесс фактом своего существования обеспечивает прогрессивное развитие вида, он по своему значению выходит за рамки обычной физиологической закономерности.

Особое значение эта двойственность приобретает в связи с тем, что обе стороны мутационного процесса находятся в известном противоречии.

Поясним несколько подробнее наше последнее утверждение.

Мутационный процесс является тем поставщиком наследственной изменчивости организмов, которая служит основой эволюции вида, и с этой точки зрения вид заинтересован в увеличении темпа мутирования.

Это школьное положение не требует особых комментариев. Но одновременно мутационный процесс является причиной, обусловливающей появление таких наследственных изменений, которые приводят животных и растения к относительно меньшей приспособленности к окружающим условиям (в большинстве случаев новые мутации являются прямо летальными). Об этом говорят повседневные наблюдения за мутационным процессом у огромного числа животных и растений.

Подобное утверждение может быть подкреплено также еще и ссылкой на то, что любая мутация, могущая возникнуть у вида, имела шансы неоднократно появляться, и в случае если бы она была полезна, то несомненно уже раньше завоевала бы всю популяцию (5,1).

С этой последней точки зрения для вида выгодно уменьшение темпа мутирования.

Сказанное выше можно резюмировать в двух основных положениях: 1. Мутационный процесс является поставщиком наследственной изменчивости, необходимой для прогрессивного развития вида. С этой стороны мутационный процесс является положительным свойством и *вид заинтересован в увеличении мутабильности*. 2. Огромное большинство возникающих мутаций является отрицательным с точки зрения видовой целесообразности. С этой стороны *вид заинтересован в уменьшении темпов мутирования* (и в ограждении организма от вредного действия мутационного процесса). Исходя из этих двух основных предпосылок, мы и поведем рассмотрение мутационного процесса как адаптивного свойства организма. В настоящей статье мы постараемся кратко и схематично наметить возможные пути контроля видом своей мутабильности.

II

В этом разделе мы ограничимся рассмотрением некоторых основных свойств генотипической (хромосомальной) композиции организмов, имеющих большое значение с точки зрения целесообразного использования мутационного процесса. Все рассматриваемые ниже свойства организмов возникали и развивались в процессе эволюции не исключительно в связи с особенностями мутационного процесса. Несмотря на это, мы считаем себя вправе анализировать эти свойства с точки зрения их значения для оптимального использования видом мутационного процесса.

В числе подобных свойств, в первую очередь, заслуживает быть отмеченным диплоидное состояние огромного большинства организ-

мов и непосредственно связанное с ним доминирование нормальных аллелей над мутантными. Не является спорным, как мы уже говорили выше, утверждение, что огромное большинство вновь возникающих мутаций является вредным (если не прямо летальным) для тех индивидумов, у которых они проявляются. При наличии относительно большой частоты мутирования генома в целом (если исходить из расчетов для натуральной мутабильности у D. melanogaster, то эта величина будет близка к 4,5% в гаметопоколение[1]) вредоносное действие мутационного процесса (особенно принимая во внимание его непрерывность) для вида весьма значительно. Кроме того, вид должен был бы страдать от соматической мутабильности (для простоты примем, что частота мутирования генов в соматической ткани равна частоте мутирования генов в зародышевых клетках). Конечно, вредное действие соматической мутабильности может осуществиться только при условии непосредственного фенотипического выявления вновь возникающих мутаций. Диплоидность хромосомного комплекса при условии доминирования огромного большинства нормальных аллелей над вновь возникающими мутациями является совершеннейшим способом борьбы с вредоносным действием мутационного процесса в соматической ткани (4). Одним из аргументов в пользу высказываемой здесь точки зрения является факт, что появление многоклеточных организмов в процессе эволюции совпадает с образованием диплоидных организмов. Огромное большинство известных ныне гаплоидных организмов является либо одноклеточным, либо при наличии многоклеточного строения представляет собой относительно слабо диференцированные формы, т. е. такие формы, где потеря или уродливое развитие значительной группы клеток далеко не всегда имеет шансы отразиться на жизнедеятельности организма в целом[2]. В случае же многоклеточного, диференцированного организма любая вредная соматическая мутация, возникшая на достаточно ранней стадии онтогенеза, имеет возможность оказать резкое влияние на фенотип взрослой особи. В этом последнем случае вред для взрослой особи будет неоспорим, подобная соматическая мутация может либо прямо повести к гибели особи, либо чрезвычайно сильно уменьшить шансы ее выживания в борьбе за существование. Учитывая высокую мутабильность генотипа в целом, нужно было бы ожидать чрезвычайно широкого распространения вредных соматических мутаций среди популяции. Таким образом, диплоидность организма в сочетании с доминированием нормального аллеля над мутантным является механизмом, защищающим стабильность индивидуального развития диференцированного, многоклеточного организма от вредоносного действия, непрерывно идущего мутационного процесса.

Роль диплоидности в оптимальном использовании мутационного процесса не ограничивается только вышесказанным в отношении соматической мутабильности. Наряду с этим должны быть указаны еще две особенности использования мутационного процесса диплоидными организмами. Первая особенность заключается в том, что любая вновь возникшая герминальная мутация контролируется отбором не как единичная мутация, выявившаяся в случайном генотипе (как это имеет место у гаплоидов), а оценка вновь возникшей мутации дается в условиях различных генотипов. Последнее вытекает из того, что фенотипическому проявлению единично возникшей рецессивной мутации у диплоидных организмов предшествует период

[1] Как проводится этот расчет, см. дальше.

[2] Правда, среди гаплоидов есть и достаточно высокоразвитые формы (например, самцы пчел и т. д.), но не исключена возможность, что именно у этих форм темп спонтанного мутирования в соматической ткани значительно ниже, чем у диплоидных организмов.

распространения этой мутации в популяции. В результате распространившаяся мутация переходит в гомозиготное состояние (т. е. выявляется) в особях, имеющих различные генотипы. Факт оценки каждой вновь возникающей мутации в условиях различных генотипов имеет чрезвычайно большое значение для оптимального использования мутационного процесса. Не исключена возможность, что вновь возникшая мутация в условиях одного генотипа окажется отрицательной, тогда как в условиях другого та же мутация проявит свои положительные свойства.

Третьей особенностью в использовании мутационного процесса диплоидными организмами является то, что в популяции диплоидных организмов всегда имеется достаточно большое количество невыявленных рецессивных мутаций, которые в случае изменения внешних условий в сторону, неблагоприятную для преобладающего в популяции фенотипа (изменений, приводящих к уменьшению численности популяции), могут выявляться в массовом масштабе. Таким образом, диплоидный вид может считаться значительно более пластичным, чем гаплоидный, т. е. опять-таки диплоидность связана с наилучшим использованием мутационного процесса.

Из всего сказанного, конечно, не следует, что причины эволюции организмов от гаплоидности к диплоидности могут быть сведены исключительно к перечисленным выше моментам. Так, например, одним из основных преимуществ диплоидов является увеличение комбинативной изменчивости у них по сравнению с гаплоидами, а также и ряд других преимуществ, на которых мы здесь останавливаться не будем. Наряду с диплоидностью и связанным с ней доминированием нормального аллеля над мутантным заслуживает быть отмеченной такая генотипическая особенность организмов, как полигенная основа огромного большинства признаков.

Полигенная основа признака, подобно диплоидности, не может быть рассматриваема исключительно с точки зрения приспособления к лучшему использованию мутационного процесса, но момент оптимального использования мутационного процесса и здесь, возможно, играл известную роль.

Любая вновь возникшая мутация, как бы она ни была мала по своему физиологическому действию, в случае моногенной основы признака имеет все шансы резко нарушить нормальный ход развития, обусловливаемого геном признака или свойства организма.

Наоборот, при полигенной основе признака возможность резкого изменения нормального хода развития значительно уменьшается, другими словами, полигенность признака ведет к известному уменьшению частоты выявления вредных мутаций по сравнению с тем, что могло иметь место при моногенной основе признака. Другим любопытным фактом является то, что большое количество генов, дающих начало развитию какого-либо одного признака или свойства организма, по своему физиологическому действию находится в избытке. Значительно меньший физиологический эффект генов был бы достаточен для оптимального развития признака (пол, притяжение хромосом и др.), избыток же генного материала реального влияния на развитие признаков не оказывает[1]. Но этот «излишек» генного материала в отношении определения признака имеет большое эволюционное значение, так как тем самым организм как бы страхует себя на случай наличия каких-либо внезапных влияний, могущих изменить ход нормального развития признаков. При избытке же

[1] Здесь мы имеем дело с явлением, похожим на то, с которым мы встречаемся при рассмотрении диплоидного состояния организма; ведь известно, что одного гаплоидного набора достаточно для развития особи, следовательно, диплоидность есть уже переизбыток генного материала.

генного материала, действующего в сторону оптимального развития признаков, организм имеет возможность противостоять подобным влияниям (8). К числу возможных влияний, изменяющих нормальный ход развития признаков, в первую очередь, могут быть отнесены вновь возникающие мутационные изменения генов. Таким образом, полигенная основа признаков, диплоидность и доминирование нормальных аллелей над мутантными, а также «излишек» генного материала могут рассматриваться как основные генотипические особенности композиции организмов, способствующие оптимальному использованию мутационного процесса.

III

Контроль мутационного процесса, о котором шла речь выше, не являлся прямым вмешательством естественного отбора в физиологические закономерности мутационного процесса. Все перечисленные во втором разделе настоящей статьи особенности, выработанные в процессе эволюции, являются как бы барьером, ограждающим организм от вредоносного действия мутационного процесса. Сам же мутационный процесс со всеми его особенностями (быстрота, направление и т. д.) являлся в полной мере автономным, не зависящим от какого-либо влияния естественного отбора процессом. Логично задать вопрос, не имеет ли (или не имело ли) место, наряду с контролем мутационного эффекта, подобно описанному выше, также контроль, связанный с непосредственным влиянием естественного отбора на ход мутационного процесса. В первую очередь, нас будет интересовать вопрос, не оказывает ли влияния естественный отбор на темп мутационного процесса. Понятно, что ответ на подобный вопрос не может быть основан, по крайней мере, в настоящее время на бесспорном фактическом материале, а явится продуктом исключительно теоретических соображений, только косвенно могущих быть подтвержденными некоторыми фактическими данными.

Не требует особых доказательств положение, что наследственный материал современных нам организмов претерпел в течение длительной эволюции чрезвычайно большие изменения. Вряд ли также вызовет у кого-либо сомнения правильность утверждения, что в процессе эволюции претерпело изменение такое важное свойство наследственного материала, как его мутабильность. Но все же, несмотря на очевидность нашего утверждения, приведем пример, касающийся эволюции мутабильности. В качестве такого примера возьмем тот широко распространенный тип мутации, который обычно противопоставляется генным мутациям—трансгенациям и являет собой сборную группу, носящую название хромосомных аберраций. В эту группу входят такие генотипические изменения, как транслокации, инверсии, делеции и ряд других, без которых наше представление о всем разнообразии идущего в настоящее время мутационного процесса было бы неполным. Но ведь несомненно, что хромосомные аберрации как вполне определенный в современном понимании этого термина тип мутаций возникли эволюционно значительно позже, чем изменения трансгенационные. Само понятие «хромосомные аберрации» неразрывно связано с наличием хромосомного аппарата. Поскольку последний хотя и возник, повидимому, на чрезвычайно ранней ступени эволюции, но все же не является конечно первичным свойством живого, мы имеем право говорить о возникновении на определенной ступени эволюции нового типа мутации—хромосомных аберраций. Несомненно также, что первичный хромосомный аппарат представлял целый ряд отличий от того аппарата, который мы имеем возможность наблюдать у ныне живущих организмов. К числу таких отличий, вероятнее всего, относится

большая лабильность ко всякого рода воздействиям «первичного» хромосомного аппарата по сравнению с современным. Всякие отклонения от нормального распределения хромосом, их поломки, склеивания и т. д., вероятнее всего, легче осуществлялись в ту пору, когда хромосомный аппарат был далек от того совершенства, которое характеризует его сейчас. Таким образом, можно с большой долей вероятности утверждать, что прогрессивная эволюция хромосомного аппарата есть одновременно эволюция мутационного процесса, по крайней мере в той его части, которая обнимает собой хромосомные аберрации. Говоря иными словами, можно думать, что создание, а затем увеличение стабильности хромосомного аппарата есть одновременно создание нового типа мутационной изменчивости (хромосомные аберрации) и дальнейшая эволюция мутабильности от большей к меньшей. Приводимый нами пример несомненно может рассматриваться как пример влияния естественного отбора на характер мутационного процесса. Нам могут возразить, что по сути дела адаптивным признаком здесь является не мутационный процесс, а хромосомный аппарат как признак, гарантирующий правильное распределение наследственного материала в процессе клеточного деления. Изменение же характера мутационного процесса являлось здесь как бы косвенным вторично обусловленным явлением.

Подобное замечание вряд ли будет верным, так как было бы неправильным отделить представление о ненормальном распределении наследственного материала при делении клетки от частоты появления хромосомных аберраций. Мы имеем все основания считать, что мутационный процесс в части возникновения хромосомных аберраций есть процесс патологический и борьба с большой частотой появления хромосомных аберраций есть одновременно борьба с неравномерным распределением наследственного материала, осуществляемая, в первую очередь, путем увеличения стабильности хромосомного аппарата. Возможно, что в процессе эволюции стабильность хромосомного аппарата достигалась отбором ряда химико-физиологических особенностей клеток, обусловливающих меньшую вероятность осуществления хромосомных дислокаций.

Переходя к рассмотрению возможных изменений характера трансгенационного процесса в течение эволюции, приходится признать, что последнее нам представляется значительно более сложным, чем вопрос об эволюции дислокационных процессов хромосомного материала. Но и в случае закономерностей трансгенационного процесса у нас есть основания предполагать, что последние имели возможность изменяться в результате действия естественного отбора. Это заключение основывается, с одной стороны, на предпосылке, высказанной в начале настоящей статьи и заключавшейся в признании вредоносного действия огромного большинства вновь возникающих мутаций, а с другой стороны, на рассмотрении роли фактора времени в мутационном процессе. Прежде всего рассмотрим несколько подробнее вопрос о темпе мутационного процесса.

Наиболее точные расчеты по частоте возникновения спонтанных мутаций сделаны для D. melanogaster. Расчеты эти показывают, что в одно гаметопоколение у D. melanogaster возникает 4,5% гамет, несущих вновь возникшие рецессивные летальные (или полулетальные) наследственные изменения. Цифра 4,5% получается следующим образом.

1. Частота возникновения летальных мутаций в половой хромосоме равняется 0,23% (согласно нашим вычислениям, основанным на материале различных авторов).

2. Мутабильность II хромосомы принимается равной 0,58% (согласно данным по рентгеномутациям, где мы показали, что соотношение частоты мутирования и II хромосомы равно 1:2,5) (9).

3. Мутабильность III хромосомы принимаем равной 0,69% (согласно нашим неопубликованным данным, соотношение мутабильности X и III хромосом для рентгеновских мутаций соответствует 1:3).

Всего таким образом получается $1^1/_2$% мутаций.

4. Частота возникновения мутаций, понижающих жизнеспособность, но не приводящих организм к гибели, согласно данным Тимофеева-Рессовского (12) примерно в два раза больше, чем частота летальных мутаций. Отсюда, умножая 1,5% на 3, получаем 4,5% гамет, несущих вновь возникшие рецессивные понижающие жизнеспособность мутации. Вычисленный таким образом процент возникновения вредных мутаций является минимальным, так как несомненно, что наряду с рецессивными летальными мутациями возникают еще и доминантные, а кроме того, возникают и мутации, понижающие плодовитость особи вплоть до полной их стерилизации. Если для простоты расчета принять, что частота перехода в гомозиготное состояние мутации равняется частоте их возникновения, то вред, наносимый мутационным процессам, достаточно ощутим для того, чтобы отбор подавителей общей мутабильности мог иметь место. Как показал Холден (6), селективное преимущество на 1/1000 достаточно, чтобы отбор был эффективен. Возникает вопрос, имеются ли в популяции такие гены-модификаторы мутабильности, по которым мог бы вестись отбор. Работы ряда авторов (3, 2, 10) показали, что различные линии D. melanogaster характеризуются своим, отличным от других линий темпом мутирования. В одном случае (2) даже удалось показать, что в исследованной линии гено-модификатор мутабильности локализуется во II хромосоме. Таким образом, на вопрос о том, имеются ли в популяции гены-модификаторы мутабильности, можно ответить утвердительно. Особенно существенную роль эти модификаторы должны играть в тех случаях, когда вид эволюционирует в направлении увеличения длительности индивидуального развития. Остановимся на этом утверждении подробнее. На основании экспериментов Тимофеева-Рессовского (13) и нашим (неопубликованные данные) можно считать установленным, что частота возникновения мутации в клетке пропорциональна длительности жизни этой клетки. Чем больше длительность жизни клетки, тем больше в ней возникает мутаций. Таким образом, нужно считать что всякое наследственное изменение, удлиняющее (либо укорачивающее) время развития особи, в то же самое время является изменением, увеличивающим (либо уменьшающим) частоту мутирования в одно гаметопоколение. Теперь, если мы сравним длительность индивидуального развития самых различных растений и животных, то увидим, что разнообразие в этом отношении огромное. Казалось бы, что если отбор по мутабильности в процессе филогенеза не имел места, то, как правило, у видов с более длительным циклом развития мы должны встретить пропорционально большую частоту возникновения мутации (при расчете на одно гаметопоколение). Попытаемся вычислить, какой процент мутации должен быть у организма, у которого одно гаметопоколение равняется 10 годам. Как мы говорили выше, в одно гаметопоколение у D. melanogaster (которое равняется 10 дням) образуется минимум 4,5% гамет, несущих вновь возникшие вредные мутации. Если считать, что срок одного гаметопоколения у взятого нами организма равняется 10 годам, то число гамет, несущих вновь возникшие вредные мутации, должно быть в 360 раз больше, чем в одно гаметопоколение у дрозофилы. Другими словами, в каждой гамете мы должны были найти по нескольку вновь возникших вредных мутаций (примерно 18 мутаций). Столь частое возникновение вредных мутаций не могло быть безнаказанным для вида и при наличии

подавителей, уменьшающих темп мутирования (а такие, как мы видели выше, существуют); последние несомненно были бы отобраны. Таким образом, в процессе эволюции должен был бы осуществиться отбор меньшей мутабильности [1].

На поставленный нами вопрос, чаще ли мутируют гены в одно гаметопоколение у организмов с длительным периодом развития, можно попытаться дать и более прямой ответ. В настоящее время имеются вычисления частоты мутирования генов у видов, характеризующихся различными сроками индивидуального развития. В качестве примера рассмотрим частоту мутирования двух видов, а именно человека и дрозофилы. Холден в работе 1935 г. (7), рассматривая частоту мутирования различных генов человека (гемофилия, epiloia neurofibromatosis, xeroderma pigmentosum и др.), показывает что наиболее часто мутирующим из них является ген гемофилии (1 на 50 000 гаметопоколений). Другие из приводимых в этой работе генов мутируют с частотой, примерно равной 1 на 1 000 000 гаметопоколений.

У D. melanogaster наиболее часто мутирующим является ген White. Частота спонтанного мутирования этого гена равна примерно 1 на 100 000 гаметопоколений. Другие гены D. melanogaster мутируют реже.

Таким образом, мы видим, что порядок величин, характеризующих мутабильность отдельных генов у обоих видов, примерно одинаков; если принять для простоты расчета, что и число генов у сравниваемых видов одинаково, то можно говорить о равной частоте мутирования в одно гаметопоколение генома в целом. Последнее, как нам кажется, возможно только при существовании отбора по мутабильности. Если бы подобный отбор не имел места, то повторяем, что вид с длительным циклом индивидуального развития должен обнаруживать повышенную частоту мутирования в одно гаметопоколение по сравнению с видом, имеющим относительно короткий период развития. Поскольку это не так, то, вероятно, имел место отбор форм по мутабильности, а именно в направлении от большей мутабильности к меньшей.

Но если считать, что темпы возникновения мутаций в одно гаметопоколение примерно одинаковы у различных организмов, то это значит, что организмы сильно отличаются друг от друга по темпу мутабильности на абсолютную единицу времени. В каких же пределах предположительно варийрует темп мутирования от вида к виду? На этот вопрос нам кажется возможен следующий ответ: вариация темпа мутирования (на абсолютную единицу времени) осуществляется примерно в тех же границах, в каких имеется вариация по продолжительности индивидуального развития. Это положение вытекает из приведенных выше рассуждений о зависимости темпа мутирования от фактора времени. Допуская, с одной стороны, что порядок величин мутабильности различных видов (в одно гаметопоколение) одинаков, а с другой—что время, потребное на прохождение одного гаметопоколения, у этих видов различно, то, очевидно, у видов с более длительным периодом индивидуального развития реже возникают мутации на единицу времени. Другими словами, вариация темпа мутирования на единицу времени осуществляется примерно в рамках вариации длительности индивидуального развития. Чем длительнее индивидуальное развитие особей, входя-

---

[1] К подобному же выводу пришел в недавно появившейся статье Стертевант (Sturtevant A. H., 1937. The Quarterly Review of Biology V. 12, № 4). Статья Стертеванта опубликована уже после того, как настоящая работа была подготовлена к печати.

щих в состав данного вида, тем реже возникают у них мутации на единицу времени [1].

Возвращаясь вновь к вопросу о влиянии отбора на темп мутирования, приходится отметить, что конкретный механизм этого отбора в настоящее время далеко не ясен. Мыслимо предположить два основных пути отбора. Во-первых, могли быть отбираемы такие особенности (физико-химические, структурные и др.) хромосомного аппарата и клетки в целом, которые делали хромосомы (и гены) более стабильными. Подобного рода отбор уменьшал бы темп общей мутабильности генома в целом. Наряду с этим возможен и другой тип отбора, при котором будут сохраняться максимально стабильные из числа различных нормальных аллелей гена.

Известно, что нормальные аллели, имея одинаковое фенотипическое выражение, вместе с тем могут отличаться по характеру мутабильности (11).

В заключение несколько слов о том, мог ли эволюировать мутационный процесс не только в отношении темпа мутирования, но также и в направлении изменения соотношения числа летальных и нелетальных мутаций. Если подобная эволюция могла иметь место, то тем самым в значительной мере был бы снят вопрос о необходимости отбора меньшей мутабильности по сравнению с большей. Мы считаем эволюцию в направлении уменьшения удельного веса летальных мутаций по сравнению с полезными невозможной хотя бы уже по одному тому, что в процессе эволюции вида оценка полезного и вредного могла неоднократно меняться и то, что было полезным на одном отрезке времени, через некоторое время могло стать вредным, и наоборот.

IV

Рассмотренные нами кратко в предыдущих разделах положения о мутационном процессе как адаптивном свойстве организмов могут быть резюмированы в следующих трех основных параграфах.

1. Мутационный процесс двойственен по своему значению для вида: с одной стороны, он обеспечивает прогрессивное развитие вида, с другой—является источником вредных влияний.

2. Вредоносное действие мутационного процесса настолько велико, что в процессе эволюции организмы использовали целый ряд особенностей своей генотипической композиции для ограждения себя от этого действия (диплоидность, доминирование и др).

3. Наряду с косвенным контролем вредоносного действия мутационного процесса, осуществленным путем использования перечисленных нами выше особенностей генотипической композиции организмов, в процессе эволюции имело место и непосредственное регулирование мутационного процесса. Этот непосредственный контроль осуществлялся путем естественного отбора малой мутабильности [2].

---

[1] Из приводимого положения отнюдь не следует, что вариация между видами по темпу мутирования определяется лишь длительностью индивидуального развития. Мы знаем, что у видов, мало отличающихся по длительности индивидуального развития, характер мутационного процесса все же различен (сравним, например, мутационный процесс у D. melanogaster, D. funubris). Следовательно, говоря о вариации темпа мутационного процесса в зависимости от времени индивидуального развития мы отнюдь не исчерпали все причины, приводящие к различиям в характере мутационного процесса, встречающимся между видами.

[2] Может быть, более правильно говорить здесь не об отборе малой мутабильности, а об отборе оптимальной частоты мутирования. Отбор, вероятнее всего, может снизить темп мутирования лишь до таких пределов, когда вредное действие этого процесса становится ничтожно малым на фоне других неблагоприятных факторов, встречающихся на пути размножения особей. Для разных видов этот уровень, конечно, будет различным. Более того, для отдельных популяций, входящих в состав одного вида, этот уровень, возможно, также будет различным.

Из этого последнего положения отнюдь не вытекает теория о постепенном затухании эволюции в силу прекращения мутационного процесса. Этого вывода нельзя сделать по одному тому, что полного подавления мутационного процесса не может быть, так как последний является неотъемлемым свойством гена (не говоря уже о том, что мутабильность все же является и несомненным положительным фактором). В заключение еще раз оговоримся, что все приведенные соображения отнюдь не могут претендовать на полную доказательность и даются нами в значительной мере для того, чтобы поставить на обсуждение ряд важнейших вопросов генетико-эволюционного порядка, до настоящего времени не нашедших еще своего разрешения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Demerec M. 1933. Journ. of Heredity 24:369—378.—2. Demerec M. 1937. Genetics, v. 22, N 5:497—479.—3. Дубовской Н. В. 1935. Доклады Академии Наук СССР, т. IV. в. 1—2—4. Эфраимсон В. П. 1932. Биологич. журнал, т. 1, в. 3—4.—5. Fisher R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press Oxford.—6. Haldane J. B. S. Trans. Cambridge Phib. Soc. v 23,2 1924.—7. Haldane J. B. S. 1935. Journ. of Genet., v. XXX, N 3:3.—8. Muller H. J. 1932. Proceed. of the Sixth Intern. Congress of Genetics v. I.—9. Шапиро Н. И. и Серебровская Р. И., 1934. Доклады Акад. Наук СССР, т. IV, № 4.—10. Шапиро Н. И. и К. В. Волкова. 1938. Биолог. журнал (в печати).—11. Timoféeff-Ressovsky N. W. 1932. Biolog. Zentralblatt. Bd. 52, H. 8.—12. Timoféeff-Ressovsky N. M. 1935. Nachr. von der Gesel. der Wissensch. zu Göttingen. B. I, N II:I—18.—13. Timoféeff-Ressovsky N. W. 1935. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgsl., Bd. LXX, Hf. I:I.

THE MUTATION PROCESS AS AN ADAPTIVE CHARACTER OF A SPECIES

by N. J. Shapiro

LABORATORY OF GENETICS, INSTITUTE OF ZOOLOGY, UNIVERSITY OF MOSCOW

Summary

The brief review of papers dealing with the problem of mutation as an adaptive property of organisms can be summarized in three chief principles:

1) The process of mutation on one hand gives material for a progressive development of the species and on the other is the source of a deleterious effect.

2) The deleterious effect of mutation is so great, that organisms have made use of some peculiarity of their genotypical composition in order to avoid this harmfull effect (diploidy, dominance etc.).

3) Together with the indirect control of the deleterious effect of mutation through the above cited peculiarities of the genotypical composition of organisms, there existed in evolution a direct control of mutations which was realized through natural selection of small mutability. It must be, however, emphasized that this latter statement must not be understood as a theory of gradual extinguishment of evolution and cessation of mutation. It is impossible to consider a mutation as an inherent attribute of the gene (we put aside here the positive effect of mutability).

In conclusion we wish to mention once more, that all the statements discussed above can not be considered as definitively proved and are given by us to a great extent in order to raise some most important problems of evolutionary genetics, which at present have not found yet a proper solution.

К ВОПРОСУ О МЕТОДАХ УЧЕТА РОСТА СТАДА ПРОМЫСЛОВЫХ ЖИВОТНЫХ

А. В. Космаков (Иркутск)

Вопросы рационализации охотничьего хозяйства и его планирования в данный момент имеют актуальное значение.

Эта проблема, очевидно, может быть поставлена в следующей форме: как рационально организовать изъятие продукции охотничьего хозяйства на том или ином естественном ареале с таким расчетом, чтобы эта продукция, по крайней мере, не убывала? Этот вопрос, естественно, упирается в другой более конкретный вопрос: по какому закону происходит естественный прирост стада того или иного вида промысловых животных? В частности, коснемся вопроса хотя бы о соболе.

В целях борьбы с падением добычи соболя у нас создаются заповедники или налагается запрет добычи его на несколько лет по отношению к какому-либо ареалу. Но спрашивается, почему считается достаточным сделать запрет на три года, как это обычно практикуется, а не на четыре или на пять лет?

Итак, по какому закону происходит рост поголовья промысловых животных, находящихся в естественных условиях? Произведем примерный расчет роста беличьего стада, пользуясь обыкновенным алгебраическим методом. Примем в качестве констант следующие данные о белке.

1. Белка производит потомство два раза в год.
2. Половая зрелость и, следовательно, способность деторождения наступает по истечении одного года после рождения.
3. Продолжительность жизни белок определяется в двенадцать лет.

Пусть каждая пара половозрелых белок производит всякий раз 2q детенышей. Какова будет численность стада по истечении N лет, если в начале первого года имелось a белок, из которых половина самок.

Если каждая пара производит каждый раз q детенышей, то a белок произведут aq детенышей; по истечении полугода это же количество белок еще произведет столько же, т. е. aq. Следовательно, к концу года будем иметь $a + 2aq$.

В начале года прирост будет выражаться $(a + aq)\,q$, а спустя полгода еще $(a + aq)\,q$. Итого, за второй год прирастет $2aq + 3aq^2$. Следовательно, к концу второго года общее количество белок будет выражаться $(a + 4aq + 3aq^2)$. Рассуждая таким образом и далее, получим следующую таблицу (стр. 603).

Легко видеть, что во всех графах ряды строятся закономерно а следовательно, их можно выразить общей формулой, заметив, что дело идет о сочетаниях. Взяв в последней графе последнюю строку и обозначив общее количество стада к концу 5 года через S_5, получим:

$$S_5 = a(1 + 10q + 36q^2 + 56q^3 + 35q^4 + 6q^5) =$$
$$= a\,(1 + C_{10}^{1} \cdot q + C_{9}^{2} \cdot q^2 + C_{8}^{3} \cdot q^3 + C_{7}^{4} \cdot q^4 + C_{6}^{5} \cdot q^5).$$

Таблица 1

Число лет	Приплод в начале каждого года	Приплод в начале второй половины каждого года	Общий приплод за весь год	Общее количество белок к концу данного года
1	aq	aq	$2aq$	$a + 2aq$
2	$(a + aq)\,q$	$(a + 2aq)\,q$	$2aq + 3aq^2$	$a + 4aq + 3aq^3$
3	$(a + 3aq + aq^2)\,q$	$(a + 4aq + 3aq^2)\,q$	$2aq + 7aq^2 + + 4aq^3$	$a + 6aq + 10aq^2 + + 4aq^3$
4	$(a + 5aq + 6aq^2 + + aq^3)\,q$	$(a + 6aq + 10aq^2 + + 4aq^3)\,q$	$2aq + 11aq^2 + 16aq^3 + 5aq^4$	$a + 8aq + 21aq^2 + 20aq^3 + 5aq^4$
5	$(a + 7aq + + 15aq^2 + + 10aq^3 + + aq^4)\,q$	$(a + 8aq + 21aq^2 + 20aq^3 + 5aq^4)\,q$	$2aq + 15aq^2 + + 36aq^3 + + 30aq^4 + 6aq^5$	$a + 10aq + 36aq^2 + + 56aq^3 + 35aq^4 + + 6aq^5$

Обобщая же окончательно, получим по истечении N лет:

$$S_N = a\,(1 + C^1_{2N} \cdot q + C^2_{2N-1} \cdot q^2 + C^3_{2N-2} \cdot q^3 + \ldots + C^N_{N+1} \cdot q^N).$$

Если нормальный приплод белки принять равным 8, то будем иметь $2q = 8$ и $q = 4$. Пусть например, общее количество белок в начале первого года выражается числом 10. Тогда по истечении пяти лет будем иметь:

$$S_5 = 10\,(1 + C^1_{10} \cdot 4 + C^2_9 \cdot 4^2 + C^3_8 \cdot 4^3 + C^4_7 \cdot 4^4 + C^5_6 \cdot 4^5) =$$

$$= 10\left(1 + \frac{10}{1} \cdot 4 + \frac{9 \cdot 8}{1 \cdot 2} \cdot 4^2 + \frac{8 \cdot 7 \cdot 6}{1 \cdot 2 \cdot 3} \cdot 4^3 + \frac{7 \cdot 6 \cdot 5 \cdot 4}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4} \cdot 4^4 + \right.$$

$$\left. + \frac{6 \cdot 5 \cdot 4 \cdot 3 \cdot 2}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4 \cdot 5} \cdot 4^5\right) =$$

$$= 10\,(1 + 10 \cdot 4 + 36 \cdot 4^2 + 56 \cdot 4^3 + 35 \cdot 4^4 + 6 \cdot 4^5) = 193050.$$

Очевидно, приведенные выше рассуждения можно применить и к прочим видам животных, учитывая соответствующие константы. В результате получим ту или иную формулу для каждого вида. Естественно возникает вопрос, нельзя ли получить общую формулу роста стада для всех видов животных путем обобщения всех этих частных формул. Эта проблема была разрешена Холодковским (1930), который в своей работе «О вычислении размножения живых существ», опубликованной в трудах Биогеохимической лаборатории Академии Наук СССР, разработал обобщенную формулу геометрического размножения животных.

Однако произведенные выше расчеты стада не отвечают действительности. Эти расчеты оправдывались бы лишь в том случае, если бы росту стада ничто не мешало. В действительности же дело протекает не так просто. Как отмечает А. Н. Формозов в своем труде «Колебания численности промысловых животных» (Ленинград, 1935), на рост стада влияет целый ряд задерживающих моментов, как-то: яловость, смертность, гибель молодняка и т. д. Следовательно, если в приведенных выше расчетах коэфициент q определялся, исходя исключительно из нормального количества детенышей рожденных за один раз, то, в целях приближения к действительному росту этот коэфициент необходимо корректировать,

учитывая среди указанных выше тормозящих факторов прежде всего гибель молодняка. Этим самым мы несколько упрощаем поставленную задачу. Однако, если учесть, как это показал в своих работах С. А. Северцов, что решающим фактором из всех указанных выше задерживающих моментов является именно гибель молодняка, то можно думать, что такое упрощение не будет связано с риском отклониться в сильной степени от действительности.

Итак, попытаемся определить действительный коэфициент q^1 (со значком) на реальном примере, именно на росте стада дикой козы. С этой целью проанализируем динамику стада коз в бывшей гатчинской охоте, где коза обитала в течение ряда лет хотя и не в настоящей дикой обстановке, но тем не менее близкой к ней. Учет козы производился каждый год. Цифры заимствуем из работы Северцова «К вопросу о динамике стада у позвоночных».

Таблица 2.

Сведения о численности козули Capreolus sp. в окрестностях Гатчины за 1892—1909 гг. (по сообщению Дица, 1909).

Годы	Приведено козуль	Убито	По подсчету имелось лес.	% прироста стада в год	Выживание приплода	% смертности приплода за период
1892	20 + 21	—	41	—	—	—
1893	1	1	—	—	—	—
1894	—	—	—	—	—	—
1895	3 + 6	—	—	—	—	—
1896	—	—	59	—	—	—
1897	—	—	72	22	30	70
1898	—	—	—	—	—	—
1899	—	1	127	78	64	36
1900	—	—	160	26	61	39
1901	—	—	204	28	57	43
1902	—	—	287	41	55	45
1903	—	1	321	12	27	73
1904	—	1	425	33	64	36
1905	—	—	498	17	28	72
1906	—	—	635	28	57	43
1907	3 + 3	1	755	18	35	65
1908	—	—	872	15	29	71
1909	—	6	1068	23	48	52
	В среднем:				46	54

Сделаем теоретический расчет роста стада коз, приняв следующие константы: 1) козули родят детенышей в мае, спариваются в августе, 2) половой зрелости самка достигает в возрасте 15—16 месяцев, 3) в двухлетнем возрасте она приносит в норме двух, редко трех или одного детеныша. Применив в данном случае те же рассуждения, что и в отношении белки, мы придем к таблице, полностью совпадающей с табл. 1, с той лишь разницей, что здесь за единицу времени следует принять два года в соответствии с указанными выше константами. Обобщая же ряды, мы получим:

$$S_N = a\left(1 + C_N^1 \cdot q' + C_{N-1}^2 \cdot q'^2 + C_{N-2}^3 \cdot q'^3 + \ . \ . \ . \ + C_{\frac{N}{2}+1}^{\frac{N}{2}} \cdot q'^{\frac{N}{2}}\right)$$

Легко показать, что эта формула остается в силе для любого значения N (четного и нечетного). Проанализируем сначала динамику стада за 13 лет — с 1896 по 1909 г., так как за этот период наблюдения велись ежегодно и систематически. Применяя указанную выше формулу (2), получим табл. 3.

Таблица 3

	Алгебраическое число коз к концу каждого года по расчету	Зафиксированное число коз	Прирост абсолютный	Прирост алгебраический по расчету
S_0	=	59		
S_1	$a+aq'$ =	72	13	$=aq'$
S_2	$a+2aq'$ =	—	—	aq'
S_3	$a+3aq'+aq'^2$ =	127	55	$=2aq'+aq'^2$
S_4	$a+4aq'+3aq'^2$ =	160	33	$=aq'+2aq'^2$
S_5	$a+5aq'+6aq'^2+aq'^3$ =	204	44	$=aq'+3aq'^2+aq'^3$
S_6	$a+6aq'+10aq'^2+4aq'^3$ =	287	83	$=aq'+4aq'^2+3aq'^3$
S_7	$a+7aq'+15aq'^2+10aq'^3+aq'^4$ =	321	34	$=aq'+5aq'^2+6aq'^3+aq'^4$
S_{13}	$a+13aq'+66aq'^2+165aq'^3+210=$ $aq'^4+126aq'^5+28aq'^6+aq'^7$	1068	196	$=aq'+11aq'^2+45aq'^3$ $84aq'^4+70aq'^5+21aq'^6+aq'^7$

Чтобы найти «средний» коэфициент роста q′, нужно очевидно, решить из табл. 3 и уравнение: $S_{13}=a+13aq'+66aq'^2+165aq'^3+$ $+210aq'^4+126aq'^5+28aq'^6+aq'^7=1068$.

Решая это уравнение, найдем: $q'=0{,}306$.

Подставляя это значение в остальные уравнения табл. 3, получим следующие данные:

Год роста	Теоретическое поголовье	Фактическое поголовье	Разница в %
1896	—	59	—
1897	77	72	7
1898	95	—	—
1899	119	127	8
1900	148	160	8
1901	184	204	10
1902	229	287	20
1903	286	321	11
1904	356	425	16
1905	451	498	9
1906	552	635	13
1907	688	755	9
1908	657	872	2
1909	1067	1068	0

Как можно видеть, теоретические расчеты совпадают лишь своими концами с фактической кривой роста стада козы, отклоняясь значительно (до 20%) в средней части. Это обстоятельство заставляет предполагать, что рост стада за рассматриваемый период протекает неравномерно. В самом деле уже при первом взгляде на табл. 2 можно заметить, что в действительности процент роста по годам подвержен значительным колебаниям. Наиболее интенсивный рост стада протекал в течение пяти лет: с 1897 по 1902 г. (оптимальный рост).

Найдем средний коэфициент роста за этот период, для чего нужно решить уравнение $= 72(1 + 5q + 6q^2 + q^3) = 287$: он составляет $q' = 0,396$.

Что же касается последующих годов (т. е. с 1903 по 1909), то за этот период наблюдается явная тенденция к уменьшению роста. Найдем среднее значение q' и для этого периода, для чего нужно, очевидно, решить уравнение для $S_7 = 287(1 + 7q + 15q^2 + 10q^3 + 94)$, табл. 3, откуда $q' = 0,243$.

Если эти коэфициенты за те же сроки вычислить путем среднего арифметического, то мы получим значения их, мало отличающиеся от только что полученных. Действительно, взяв из табл. 2 среднее арифметическое роста за первые 5 лет, получим: $\frac{78 + 26 + 28 + 41}{5} =$ $= 0,35$ (88 прирост за 2 года) и далее — $\frac{12 + 33 + 27 + 18 + 15 + 23}{7} =$ $= 0,21$.

Этим самым подтверждается правильность сделанного выше замечания относительно допущенного упрощения расчетов.

Итак, подъем кривой роста стада коз за последний период падает. Не входя в детали изучения причин этого падения, можно a priori утверждать, что он и должен падать, ибо данный ареал допускает лишь некоторую предельную плотность населения его данным видом животных и, следовательно, по мере приближения плотности к этому пределу коэфициент роста стада должен падать и, наконец, совсем остановиться, что и наблюдается в некоторых случаях; такой пример можно привести относительно соболя: «Накануне организации заповедника по определению экспедиции Г. Допельмаира в Кулдальде водилось соболей около 10 особей.

Нами здесь неоднократно учитывалось 13—14 штук. Более чем 18-летний запуск, как видно, не принес большого увеличения плотности соболя, несмотря на то, что ни браконьерства, ни отлива живых соболей в пределах этого участка сколько-нибудь существенных размеров не принимали»[1].

Коснемся теперь вопроса движения стада коз с 1892 по 1896 г. Как уже говорилось выше, в течение этого периода наблюдения велись менее тщательно. Попытаемся все же определить средний коэфициент роста и за этот период.

Как видно из табл. 2, запущена было сорок одна коза в 1892 г., а в 1896 г, было зафиксировано 59.

Если из этого количества вычесть 9 штук, запущенных в 1895 г., мы получим прирост абсолютный: 50—41 = 9 штук.

Чтобы найти коэфициент q', нужно, очевидно, решить уравнение для S_4 (из табл. 3).

$$S_4 = a(1 + 4q' + 3q'^2) = 41(1 + 4q' + 3q'^2) = 50,$$

откуда $q' = 0,05$.

Как видим, коэфициент прироста ничтожно мал. Этот коэфициент уже сильно возрастает в последующие два года до 0,22 и, наконец, достигает нормальной (0,396) величины в 1899 г. Другими словами, потребовалось 7—8 лет, в течение которых происходило освоение нового ареала. Мы не можем здесь рассматривать причины этого явления. Биоценотические отношения, повидимому, играют решающую роль и, следовательно, чтобы вклиниться на новом ареале новому обитателю, нужно выдержать длительную и напряженную борьбу с конкурентами, не говоря уже о том, что необходимо из-

[1] Тарасов П. П., Материалы по экологии Баргузинского соболя, рукопись 1934 г.

вестное время, чтобы приспособиться к новым естественным условиям.

Вот что пишет по этому вопросу В. И. Белоусов в своей работе «Опыт обследования соболиного промысла и промысловой охоты вообще в Чердынском и Верхотурском уездах Пермской губернии» (Петроград, 1915). «Еще Сабанеев в 1875 г. отметил факт, что лесная куница, более не взыскательная к пище и местообитанию и более ловко избегающая преследования, чем соболь, вытесняет соболя из его коренных обиталищ». Этим, повидимому, объясняется и другое замечание того же автора, что «раз истребленный в какой-нибудь местности соболь вновь там не заводится, если вблизи нет какого-нибудь рассадника соболей».

Кроме того, если это явление имеет общее значение, то нужно сделать и соответствующий практический вывод: при запуске на новом ареале для данного вида необходимо дать длительный период, прежде чем эксплоатировать этот ареал.

Таким образом, если бы мы построили кривую роста стада козы для всего исследуемого периода, то эта кривая могла бы быть разделена на три участка:

1. Первый участок, примерно, 6—7 лет, отразил бы период, в течение которого стадо приближалось к периоду наиболее интенсивного роста.

2. Второй «оптимальный» участок, примерно пять лет, когда стадо наиболее интенсивно росло.

3. Третий участок, когда кривая испытывает перегиб и скорость роста стада падает.

Легко видеть, какое значение имеют эти периоды для практики в отношении рационального использования данного ареала.

В самом деле, если период освоения нового ареала продолжается 6—7 лет, то, очевидно, на этот период и нужно наложить запрет для отстрела. Кроме того, если во второй период рост стада достигает оптимального размера, то отстрел и нужно организовать так, чтобы изъятие не превышало этого оптимального прироста[1].

Итак, оптимальный коэфициент роста стада козы определяется числом $q' = 0{,}396$.

Если вернуться к приведенным выше первоначальным формулам, где q определялось числом детенышей, рожденных за один раз, то мы получили бы для козы: $2q = 2$ и $q = 1$. Это и был бы потенциально возможный рост при отсутствии задерживающих моментов. Фактически же мы имеем $q' = 0{,}396$; т. е. действительный рост составляет лишь 40% теоретического роста. Остальные 60% падают на компенсацию задерживающих моментов, а в основном на гибель молодняка. Имеет ли место такое соотношение принципиального и фактического коэфициентов и из других видов промысловых животных? Совершенно очевидно, что анализ одного лишь примера не дает права распространять выводы на другие виды. Однако исследования, произведенные Северцовым, подтверждают эти факты и для других видов животных; оказывается, что новорожденное потомство не целиком доживает до половой зрелости, а погибает по разным причинам. Эта гибель молодняка достигает у птиц до 90% всего помета и у млекопитающих до 50%. Из имеющегося в наличии количества половозрелых самок примерно 15—20% остается неоплодотворенными (яловость). Эти данные получены Северцовым в результате «подсчетов поголовья дичи нескольких охотничьих

[1] Эти соображения были недавно развиты норвежскими исследователями (Хьорт, 1934) в работах, посвященных проблеме «оптимального улова».

хозяйств и хода прироста стада у 5 видов промысловой птицы и 5 видов млекопитающих».

Разумеется, и эти исследования Северцова еще не достаточны, чтобы иметь возможность делать общие выводы. Для каждого вида, очевидно, будет свой коэфициент роста и надежнее всего его получить путем систематического наблюдения за поголовьем стада в течение ряда лет на данном ареале хотя бы в отношении наиболее ценных видов. В настоящее время наши охотоведы располагают целым рядом методов, которые позволяют достаточно полно и достаточно надежно проводить такие наблюдения. Но все же уже и эти данные позволяют, как можно думать, производить ориентировочные расчеты роста.

В заключение коснемся актуального вопроса о соболе. Как известно, в данный момент некоторые ареалы потеряли свое значение в отношении добычи соболя, и вопрос о восстановлении поголовья соболя стоит на очереди дня.

Примем за константы следующие данные Московского зоопарка и Баргузинского госзаповедника: 1) плодовитость самки 2,5; 2) половая зрелость наступает через 27 месяцев; 3) спаривается в июне—июле; 4) срок беременности 9 месяцев; 5) продолжительность жизни 15 лет.

Какой же коэфициент q' нужно взять, чтобы определить движение стада соболя? Вот что пишет Сватош (Материалы по изучению биологии соболя в Баргузинском госзаповеднике; рукопись 1933 г.). «Средняя плодовитость стада значительно ниже 0,7» и далее, «несмотря на благоприятные для соболя условия в заповеднике, мы наблюдаем за ряд лет медленный прирост стада».

Попытаемся определить этот коэфициент теоретически на основании изложенного выше. Если нормальный приплод = 2,5, то имеем:

$$2q = 2{,}5 \text{ и } q = 1{,}25$$

Взяв 40% от этого теоретического значения q, получим $q' = 0{,}5$.

Насколько же этот найденный коэфициент близок к реальному?

Имеющиеся по этому вопросу литературные материалы весьма скудны, и мы воспользуемся для этой цели последними данными, именно работой В. П. Фаворского, «Соболь Восточной Сибири».

«Характерно, что добыча соболя в эксплоатационном участке заповедника, рассчитанная на строго определенное количество допускаемых охотников, не обнаруживает резких колебаний за ряд лет и держится в среднем на уровне 80—90 шт. Весь же запас соболя в границах заповедника ориентировочно исчисляется для 1934 г. в 180—200 особей». Следовательно, рассматривая эту добычу как естественный ежегодный прирост поголовья, будем иметь (взяв среднее):

$$190\ q' = 85, \text{ откуда } q' = 0{,}447.$$

Как видим, разница между обоими коэфициентами весьма незначительна. Этим самым подтверждается, что указанный выше метод учета роста поголовья не расходится с действительностью.

Следовательно, поголовье соболя может удвоиться в течение трех лет, если не будет производиться отстрел. Однако это заключение будет верно лишь для ареалов, где соболь еще сохранился в достаточно большом количестве и где, следовательно, он может дать «оптимальный» коэфициент роста.

Если сделанные выше замечания относительно кривой, слагающейся из трех фаз (период освоения ареала, период интенсивного роста и период замедленного роста), закономерны для всякого стада, то мы должны притти к заключению, что для ареалов, в сильной

степени «истощенных», этот период в три года будет мал и должен быть примерно удвоен, ибо, как известно, у соболя имеются весьма сильные конкуренты.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. П. Фаворский, Соболь Восточной Сибири, Огиз, 1935. — 2. П. А. Мантейфель, Соболь, Коиз, 1934. — 3. В. И. Белоусов, Опыт обследования соболиного промысла и промысловой охоты вообще в Чердынском и Верхотурском уездах Пермской губ., Петроград, 1915. — 4. Г. Ф. Гаузе и В. В. Алпатов, Журнал экспериментальной биологии, т. VI, в. 4, 1930. — 5. С. А. Северцов, Известия Акад. Наук, № 7, 1933. — 6. С. А. Северцов, Журнал «Советский север», № 5, 1932. — 7. Г. Г. Допельмайер, Очерки германского охотничьего хозяйства, Петроград, 1916. — 8. В. Я. Генерозов, Промышленное развитие серебристо-черных лисиц и песцов в Северной Америке, Петроград, 1916. — 9. В. Вольтерр, Успехи физич. наук, т. 8, М., 1928. — 10. П. П. Тарасов, Материалы по экологии Баргузинского соболя, 1934. — 11. М. К. Лаптев, Учет наземной фауны позвоночных методом маршрутного подсчета. Изд. среднеазиатского Гос. ин-та, Ташкент, 1930. — 12. Сватош, Материалы по изучению биологии соболя в Баргузинском госзаповеднике. Рукопись 1933. — 13. А. Н. Формозов, Колебания численности промысловых животных, Ленинград, 1935.

ON THE METHODS OF TAKING A CENSUS OF THE FURBEARER POPULATION

by A. V. Kosmakow (Irkutsk)

Summary

In the present work a method is suggested for the evaluation of growth of a furbearer herd under natural conditions. That method consists in the following: an algebraic formula of the growth of a herd is composed, the coefficient q, which forms one of its components, being determined exclusively from the average normal issue of the species considered.

It is according to the above formula of geometric growth that the growth of a herd will proceed in case of no retarding factors being present. Insofar, however, such a growth does not actually occur, a certain correction must be introduced into this coefficient, namely; the latter is to be multiplied by approximately 0,4, which would determine the actual coefficient of the growth of the herd. This mode of correction was obtained by the author as a result of an analysis of growth in the herds of the species (the roe-deer and the sable) and, as it may be supposed from investigations carried out by Severtzoff it would be also true of other species of mammals.

For a more exact determination of that coefficient for some other species, it will be necessary to carry out observations on the population growth through some area or in a reservation in the course of several years. By means of the coefficient q it is possible to perform a series of calculations and to determine the most rational economic exploitation of a certain herd.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 4

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ АМБАРНОГО ДОЛГОНОСИКА В НАСЫПЯХ ЗЕРНА

(БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СПОСОБА БОРЬБЫ)

З. С. Родинов

(Из лаборатории энтомологии НИИЗ МГУ)

Наблюдения показывают, что передвижение жука Calandra granaria L. в насыпях зерна является результатом довольно сложной и своеобразной его работы. Сначала жук просовывает между зернами свой длинный и крепкий «хоботок», затем всю голову, грудь и, наконец, брюшко; тело долгоносика раздвигает отдельные зерна в стороны и проникает между ними наподобие острого клинка или копья.

Несколько иначе прокладывает он себе путь между зерен, лежащих одно на другом. В этом случае хоботок долгоносика работает по принципу особого рычага: протолкнув его между зерен, жук подгибает голову до тех пор, пока конец хоботка не упрется в нижнее зерно, а лоб — в верхнее. После этого жук сильно опирается на ноги и поднимает заднюю часть тела; в результате верхнее зерно приподнимается, и жук продвигается вперед. Если какое-либо зерно не поддается воздействию жука, то он оставляет его, поворачивается и ищет прохода в другом направлении.



Рис. 1. Следы на воске (увеличено)

К такому сложному способу передвижения в насыпях зерна приспособлена не только внешняя ладьевидная форма тела жука, но также все отдельные ее части и узко специализированная мускулатура. Сильное давление зерна сверху вниз жуки преодолевают, опираясь на вытянутый конец головы и на вооруженные острыми и сильными шипами голени. В этом случае вытянутая часть головы (хоботок) служит жуку как бы дополнительной конечностью. Помимо приведенных выше наблюдений, нас в этом убеждает еще следующее.

Если 2—3 жуков посадить на гладкую восковую поверхность и сверху придавить их тонким предметным стеклом, то по следам, которые отпечатаются на воске (рис. 1), будет видно, что долгоносики при передвижении опираются не только на шипы голеней, но также и на конец вытянутой части головы. Вместе с этим через покровное стекло можно наблюдать, что жук под стеклом время от времени выбрасывает хоботок вперед, опирается на него и затем уже продвигает в выбранном направлении все тело.

Давление в насыпях зерна, как известно, возрастает с глубиной. Наименьшее давление наблюдается в самом верхнем слое, а наибольшее в самом нижнем. Надо думать, что в нижних слоях очень высоких насыпей долгоносик, несмотря на их природные приспособления к жизни в зерновых насыпях, передвигаться не смогут, так как там давление на каждое зерно будет выше мускульной силы каждого отдельного жука. Это положение заставляет нас допустить,

что долгоносики могут свободно жить и передвигаться лишь в массах зерна, залегающих на известной глубине. С целью изучения этого вопроса нами было поставлено несколько опытов.

Первый опыт. Отборнокрупное зерно пшеницы было насыпано в четырехугольную стеклянную банку с основанием 10—15 см и высотой 20 см, хорошо утрясено и сверху закрыто плотно входящей в банку деревянной пробкой. Названная пробка имела в середине сквозное отверстие, от которого по нижней стороне пробки радиусами отходили узкие, но глубокие канавки. Нижней стороной пробка опиралась на зерно, и для того чтобы создать в массе зерна известное давление, она была крепко прижата к банке особой бечевкой. После всего в отверстие пробки было посажено 150 жуков Calandra granaria и отверстие заделано деревянной же пробкой. Через 30 дней банка была вскрыта. Долгоносики находились непосредственно под пробкой, и в насыпь зерна на глубину 1,3 см проникли лишь отдельные экземпляры.

Второй опыт. На дно такой же четырехугольной стеклянной банки, как и в первом опыте, было насыпано зерно, содержащее долгоносиков в стадии куколки. Сверху зараженного зерна насыпано отборное, крупное и здоровое зерно, и затем банка, как и в первом опыте, закрыта деревянной пробкой, создающей в зерне сильное давление. Банка вскрыта через 30 дней. Оказалось, что все куколки превратились в жуков и последние вышли из зерен, однако вышедшие жуки остались на дне банки и лишь отдельные экземпляры их по двум ходам поднялись вверх на 1,8 см.

Третий опыт. Взято четыре стеклянных цилиндра одинакового диаметра и высотой 50, 75, 100 и 150 см, на дно каждого цилиндра посажено по 100 самок и 100 самцов Calandra granaria. Все цилиндры заполнены пшеничным зерном, свободным от сора и битого зерна. Затем эти цилиндры были заклеены сверху бумагой и поставлены в темный шкаф. Через 75 дней цилиндры вскрыты и количество жуков подсчитано.

В цилиндре, имеющем высоту 150 см, все жуки находились в самом нижнем слое зерна на высоте от 0—12 см, в цилиндрах, имеющих высоту 100 см, жуки найдены в нижних же слоях, начиная от самого дна до высоты 50 см и, наконец, в низких цилиндрах жуки находились во всей массе зерна. Количество жуков в цилиндрах и их распределение по зерну приводятся в табл. 1.

Таблица 1

Высота цилиндра в см	Слой зерна, содержащий жуков (высота от дна в см)	Количество жуков
150	12	186
100	50	810
75	72	1 921
50	50	2 074

Из этих опытов следует, что благоприятные условия для жизни долгоносики находят лишь в верхних слоях насыпей зерна (до глубины 1 м). В более глубоких слоях насыпей давление вышележащих слоев затрудняет передвижение жуков и ограничивает их размножение[1]. В последних условиях жуки могут питаться, но не могут размножаться, что видно из четвертого опыта.

Четвертый опыт. Дно стеклянного цилиндра, имеющего высоту 150 см, было заделано металлической сеткой с ячейками в 1 мм. На дно цилиндра пущено 100 жуков и цилиндр затем доверху насыпан зерном.

Наблюдения показали, что бо́льшая часть яичек в таких условиях откладывалась жуками не в зерна, а между зерен; неправильно отложенные яички просыпались через сетку. Из таких яичек личинки развивались редко, что объяснялось, видимо, их неоплодотворенностью или усыханием.

---

[1] Изменение показало, что размеры жуков при развитии их в нижних слоях насыпей уменьшаются почти в два раза; уменьшение объема тела облегчает передвижение долгоносиков по сжатым зерновым пространствам.

Результаты приведенных опытов заставляют признать, что передвижение и нормальное размножение жуков C. granaria действительно возможно лишь в самых верхних слоях зерновых насыпей, что давление, которое создается в нижних слоях таковых насыпей (ниже 1 м), ограничивает деятельность вредителя. В литературе по этому вопросу мы находим следующие сведения.

Зверозомб-Зубовский (1) говорит, что в дореволюционное время в общественных запасных магазинах, где часто лежало 10—15-летнее зерно, вредная деятельность насекомых резко бросалась в глаза: «Ими нередко бывал испорчен слой зерна до одного аршина в глубину». По мнению Свириденко (2), «Одной из главных причин массового размножения долгоносиков являются просыпи зерна в подпольях зернохранилищ». Румянцев (3) считает, что «чем глубже находятся жуки в зерне, тем они менее плодовиты». Наконец, Beinbrigge, Fletcher и Ghosh (4), по наблюдениям в Индии, пришли к заключению, что вред, наносимый насекомыми при хранении, относительно тем больше, чем меньшее количество зерна хранится на складе. Так, говорят последние авторы, «в партиях зерна весом около 500 маунд (маунд равняется примерно 37 кг) насекомые съедают до 5% зерна, в то время как в более мелких партиях зерна (около 1 маунда) ими съедается до 75% зерен.

В целях защиты мелких партий зерна от долгоносика население Индии хранит такие партии в глиняных сосудах или в небольших деревянных ящиках, которые сверху укрываются тканью, а затем засыпаются тонким слоем речного песка. Под давлением песчаного слоя, а также вследствие недостатка воздуха в таких сосудах жуки Calandra granaria выходят через песок наружу и больше в зерно не возвращаются. Что в таких случаях выход жуков из зерна вызывается повышенным давлением внутри насыпей, видно из следующих наших опытов.

Пятый опыт. Взято пять стеклянных стаканов высотой по 9 см и в каждый стакан помещено по 50 жуков. Затем стаканы были наполнены пшеничным зерном, а зерно сверху засыпано сперва тонким слоем отрубей, а затем мелким песком[1].

Результаты опыта приводятся в табл. 2.

Таблица 2

Количество песка в граммах на 1 см поверхности зерна	За время (в часах)												Всего
	1/2	1	1 1/2	2	2 1/2	3	3 1/2	4	4 1/2	5	5 1/2	6	
	Вышло жуков												
0,2	8	8	10	4	4	2	6	5	2	—	—	—	49
0,4	3	4	4	5	4	4	3	5	6	2	—	2	42
0,6	—	6	4	4	4	5	4	3	6	2	2	—	40
1,0	—	2	2	1	4	1	2	2	1	1	4	2	22
3,5	Через 52 часа вышло 26 жуков, из которых первый вышел лишь через 49 часов												

Шестой опыт. В середину стакана с зерном была введена полая стеклянная трубка, один конец которой опускался в зерно на 5 см, а другой несколько возвышался над зерном. Затем поверхность зерна в стакане, т. е. вокруг трубки, как в опыте первом, была покрыта на 0,5 см отрубями и на 1 см песком. Несмотря на достаточное количество воздуха, проходившего в зерно через трубку, жуки все же вышли через песок на его поверхность.

[1] Отруби в опытах брались лишь для того, чтобы затруднить просыпание песчинок в зерно.

Седьмой опыт. Взято два стакана, в которые введено по 100 жуков, насыпано пшеничное зерно и последнее сверху засыпано в одном стакане песком, а в другом мукой, толщина слоя муки и слоя песка равнялась 1 см. Из зерна, покрытого песком, в течение первых шести часов вышло 46 долгоносиков, а из зерна, покрытого мукой, несколько жуков вышло лишь через сутки.

Восьмой опыт. В стакан было посажено 100 жуков и насыпано до краев зерно, стакан накрыт бумагой, опрокинут на слой речного песку, насыпанного в чашку Петри, и бумажный листок осторожно вынут. Через два часа часть жуков поднялась вверх (ко дну стакана), но через 10 часов 42 жука спустились вниз, прошли через песок и вышли на его поверхность вне стакана.

На основании описанных опытов мы приходим к следующему заключению:

а) Выход жуков из зерна, покрытого песком, объясняется главным образом тем необычайным давлением, которое в этих случаях создается внутри зерновых масс (опыт 5, 6 и 7).

б) Сильное давление, которое получается в насыпях зерна, при большой загрузке песка, замедляет передвижение долгоносиков внутри насыпей и задерживает их выход на поверхность (опыт 5).

в) Замедленный обмен воздуха на глубине насыпей зерна в 1 м и глубже также имеет известное влияние на распределение жуков (опыт 8).

Девятый опыт. Стеклянная трубка 2 см в диаметре и высотой 100 см была поставлена вертикально, и нижний ее конец заделан пробкой. Затем в трубку введено 50 жуков Calandra granaria, и трубка доверху наполнена песком. Одновременно с этим другая такая же точно трубка с 50 жуками была наполнена мукой.

Наблюдение показало, что в обеих трубках жуки с первых же минут постановки опыта стали подниматься вверх. Первые жуки поднялись наверх в трубке с песком через 6 часов, а в трубке с мукой лишь через 48 часов. Такая разница в прохождении жуками однометровых слоев муки и песка объясняется следующими причинами

Долгоносики, продвигаясь в муке вверх, прокладывали весьма извилистые пути, отклонялись то к одной стороне трубки, то к другой и оставляли после себя хорошо заметные ходы (отверстия). Вполне понятно, что мука, плотно прилегая к телу жука и его конечностям, задерживала его продвижение.

В песке при продвижении жуков никаких ходов не оставалось, так как освобожденное телом жука место сейчас же заполнялось легкоподвижными частицами. Мало того, песок, вследствие своего высокого удельного веса, сводил все разнообразные движения жука к его подъему вверх: двигающиеся голова и ноги жука сдвигали лежащие под ним песчинки, а взамен удаленных песчинок под тело жука сверху просыпались новые частицы песка и т. д. Таким образом, при движении в песчаной массе тяжелых частиц жуки как бы всплывали наверх. То же самое приблизительно происходит и при передвижении жуков в зерне, засыпанном сверху песком. Под песком каждое зерно испытывает сверху давление как бы от легкой пружины. В силу этого при движении жуков по насыпям каждое потревоженное зерно стремится вниз с большей силой, чем в нормальных, не загруженных песком насыпях. В результате этого насыпи уплотняются, межзерновые пространства уменьшаются до минимума, и жуки выходят на поверхность.

Если вес 1 л считать равным 800 г, то столб зерна, имеющий площадь поперечного сечения в 1 см^2 (6 зерен) и высоту 10 см, (33 ряда горизонтально лежащих зерен), будет весить 5 г. Следовательно, каждое зерно на глубине 10 см будет испытывать давление примерно $^5/_6$ г, а на глубине 1 м—8 г, на глубине 2—16 г. и т. д. Вполне понятно, что жук при передвижении в массах зерна может преодолевать препятствия, лишь поддающиеся силе его мускулов. После же приведенных выше расчетов можно допустить, что такое передвижение жуков возможно лишь на глубине до 1—1$^1/_2$ м. Это

как видим, вполне согласуется с экспериментальными данными, которые были приведены нами выше (опыт 3).

Из сказанного следует, что при хранении зерна в глубоких силосах, где значительная часть зерна находится под силосным давлением, развитие долгоносика затруднено. Наоборот, при напольном хранении зерно находится под малым давлением и развитие долгоносика получает в последнем случае большую свободу.

У пшеницы и ржи в насыпях зерно занимает 58—59% общего объема, а 41—42% приходится на долю пустот или межзерновых пространств. Однако последние цифры являются условными, так как они зависят от давления, которое испытывает тот или иной участок зерновой насыпи. Гарбе (5) говорит, что,по данным практики, в силосах, имеющих глубину до 20 см, зерно через несколько месяцев уплотняется на 7—10%. А так как при своем передвижении внутри насыпей зерна жуки Calandra granaria пользуются межзерновыми пространствами, то ясно, что в средних и нижних слоях силосов таковое передвижение для них становится совершенно невозможным.

Несмотря на сильное давление, которое имеется в нижних слоях зерна, загруженного в силосы, крепкий хитиновый панцырь легко защищает жуков Calandra granaria от раздавливания, что видно из следующего опыта.

Десятый опыт. Долгоносики вводились по одному на дно горизонтально укрепленной стеклянной трубки (рис. 2), в которую сверху без заметного трения входил хорошо пригнанный деревянный стержень: на верхнем конце стержня была укреплена легкая пластинка, на которую ставились разновесы. Загружая на стержень различные разновесы, в конце концов мы получали раздавливание жука.

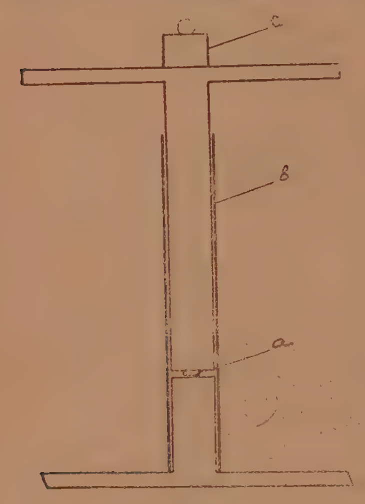


Рис. 2. Прибор для испытания крепости хитинового покрова жуков: a—жук, b—стеклянная трубка, c — разновес

Многочисленные опыты показали, что Calandra granaria, в зависимости от положения тела между сжимающимися поверхностями, выдерживает нагрузку от 300 до 350 г; легко вычислить, что такое давление может испытывать каждое отдельное зерно лишь при основании насыпей, имеющих высоту около 20—30 м.

Зерно испытывает давление громадной силы при выпуске из силоса. Это давление представляет для нас большой интерес, так как очевидно, что никакое насекомое, как бы ни были крепки его наружные покровы, не может противостоять давлению в горловине силоса, живыми могут остаться лишь жуки, которые выйдут с последними остатками зерна, но и этих жуков можно уничтожить переворачиванием и повторным пропуском этой партии зерна через силос. Для такого утверждения мы располагаем следующими, полученными из опыта данными.

Одиннадцатый опыт. 500 г пшеницы и 100 жуков помещались в мешочки соответствующих размеров. Мешочки крепко завязывались, поднимались над полом, на высоту $1^1/_2$ м и затем с подставки сталкивались, т. е. им предоставлялось под влиянием собственного веса падать на пол. После определенного количества падений с этой высоты мешочки вскрывались, жуки осматривались и подсчитывались под бинокуляром. Большинство жуков при осмотре оказывалось с оторванными ногами или обезглавленными.

Такие же примерно результаты получаются от подбрасывания долгоносиков в зерне, заключенном в железные цилиндры.

Таблица 3

Количество падений мешочка с 500 г зерна	Количество жуков без ног и с другими повреждениями	Количество жуков, у которых наружных повреждений не найдено	Количество жуков, потерянных при постановке опытов
20	36	61	3
30	46	52	2
40	71	22	7
50	92	—	8

В 1936 г. на Кавказе в одном из силосов элеватора, загруженного пшеницей, было обнаружено присутствие долгоносика. Это зерно было выпущено из силоса, пропущено через соответствующие машины и сдано в переработку. До выпуска зерна из силоса нами было отсеяно и взято в стеклянную банку с зерном 180 жуков. После выпуска зерна из силоса и подработки его на сортировке было собрано еще 320 живых жуков, которые помещены в отдельную стеклянную банку с зерном. Через 2 суток во второй банке замечена была значительная гибель жуков, которая в дальнейшем увеличилась и на 12-й день из всех 320 жуков живых осталось лишь 24. Вместе с тем из 180 жуков, взятых из силоса до выпуска зерна, на 12-й день погибло лишь 29 жуков. Общая картина постепенного отмирания жуков приводится в табл. 4.

Таблица 4

Живых жуков	Отмирание жуков по дням в процентах												Осталось живых жуков через 12 дней
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Жуки, взятые до выпуска зерна из силоса (180)	0	0	3	0	2	6	2	0	8	0	8	0	151
В %	0	0	2	0	1	3	1	0	4	0	4	0	85
Жуки, взятые после выпуска зерна из силоса и подработки (320)	106	22	32	45	4	14	33	2	30	2	1	5	24
В %	33	7	10	14	1	4	10	1	10	1	0	1	8

Подводя итоги всему сказанному, мы приходим к следующим выводам:

1. Многочисленные мелкие амбары, в которых в дореволюционное время хранился хлеб, являлись рассадниками чрезвычайно опасного вредителя Calandra granaria.

2. Современное строительство колхозами, совхозами и кооперацией крупных складов и элеваторов обещает в недалеком будущем сократить количество вреда, которое до настоящего времени причинял зерну амбарный долгоносик.

3. В целях предупреждения развития амбарного долгоносика (особенно на юге) при напольном хранении зерна в обычных скла-

дах необходимо установить только краткосрочное хранение; быстрый грузооборот, т. е. сдача такого зерна в переработку, предохранит его от серьезных повреждений и освободит склады от вредителей. Этот способ борьбы хотя и бессознательно, но фактически всегда применялся во всех мелких хозяйствах и спасал их запасы от сплошной порчи амбарным долгоносиком.

4. При силосном хранении массовое развитие амбарного долгоносика может быть приостановлено своевременной и повторной перегонкой зерна из одного силоса в другой.

5. Отмеченные особенности в жизни и передвижения жуков в насыпях зерна дают основание к конструированию механизмов для уничтожения этих вредителей.

6. Особенность жуков быстро и легко проходить через крупные насыпи песку (опыт 9) доказывает, что практикующаяся ныне закопка жуков в почву вблизи складов совершенно не достигает цели.

ЛИТЕРАТУРА

1. Е. В. Зверозомб-Зубовский, Определитель главнейших насекомых, встречающихся в зерне и зерновых продуктах, Москва, 1925.—2. Н. и П. Свириденко, Вредители зерна и муки в амбарах и меры борьбы с ними, Ростов-на-Дону, 1925.—3. Румянцев, Амбарные вредители и борьба с ними, Москва, 1934.—4. T. Bainbrigge, Fletcher and C. C. Ghosh, Stored grain pests Bull. № III, 1921. Calcuta Agricultural Research. Institute.—5. Гарбе, Самосогревание зерна, Москва, 1933.

THE REGULARITY OF MOVEMENT OF CALANDRA GRANARIA L. IN A HEAP OF GRAIN

by Rodionov Z. S. (Moscow)

Summary

In moving through heaps of grain the weevils Calandra granaria press themself between grains or raise them up; due to a high pressure in deep layers of grain the weevils are able to move and propagate only within one meter deep upper layer.

The strong chitinous sceleton of weevils can stand a 350 gr. pressure, the animals being crushed or severely injured only during the flow of the grain through the exit funnel when it is subjected to a high and manysided pressure.

When the grain is stored in heaps on the floor a very short storage only can be admitted.

A mass propagation of weevils stored in elevators occurs in upper layers of grain only; a successfull control may be achieved by means of prompt and repeated transfers from one grain store to another.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 4

ВЛИЯНИЕ ГОЛОДА НА ОБРАЗОВАНИЕ ГИПОПУСОВ У ВОЛОСАТОГО КЛЕЩА GLYCYPHAGUS DESTRUCTOR SCH.

В. Г. Полежаев

Из Зоологического института Московского университета

Известно, какое большое значение имеют хлебные клещи как вредители зерна и продуктов его переработки. При изучении биологии клещей выяснено, что многие из них в своем развитии проходят стадию гипопуса. Клещ в стадии гипопуса (особенно неподвижного) очень стоек к различным неблагоприятным условиям. Наши опыты с отравляющим действием синильной кислоты и хлорпикрина (1) показали большую выносливость стадии гипопуса к ядам. Дозировки HCN, которые вызвали смерть клещей в личиночной стадии и во взрослом состоянии в течение нескольких минут, гипопусы выдерживали в течение нескольких суток.

Очень важно знать, какие причины вызывают появление последних. В случае выяснения механизма процесса образования гипопусов открываются большие возможности для правильной постановки мер борьбы с ними.

Изучением причин образования гипопусов занимался ряд исследователей. Michael (2) и Hora (3), первый для клеща Glycyphaqus destructor, второй—для Glycyphaqus domesticus, приходят к аналогичным выводам. Они считают, что внешние факторы не имеют значения при образовании гипопусов: гипопусы образуются время от времени при различных условиях. Иные данные получила Schulze (4) для клеща Caloglyphys rodionowi AZ., правда, по отношению к подвижному гипопусу. Она устанавливает два типа последнего, один из которых образуется независимо от внешних условий, другой—только при голодании. Влажность воздуха в ее опытах не имела значения для появления гипопусов; только недостаток пищи вызывал увеличение числа последних.

Я же для неподвижного гипопуса клеща Glycyphaqus destructor Sch. (5) установил определенную связь между внешней средой и образованием гипопусов. На основании большого экспериментального материала по влиянию влажности воздуха я пришел к следующему выводу. При влажности воздуха в 80% образуется минимальное количество гипопусов. Отклонение влажности воздуха от 80% как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения вызывает рост числа гипопусов. В то же время сказывается и сезонность, в весенний период появление гипопусов идет наиболее интенсивно.

Расхождение результатов Schulze и Hora с моими я объясняю тем, что, во-первых, они работали с другими видами клещей, а во-вторых, и тем, что у Schulze были только подвижные гипопусы, в то время как я работал только с неподвижными. Выводы же Michael очень мало обоснованы, так как он не производил экспериментов, а делал свое заключение на основании общих наблюдений над клещами. Получив в предыдущей работе определенную зависимость между влажностью воздуха и числом гипопусов для Glucyphaqus

destructor Sch., я решил испытать и влияние голода на образование гипопусов.

При постановке экспериментов я пользовался следующей методикой. Все опыты с голоданием шли при влажности воздуха, равной 80%. Такая влажность воздуха создавалась при помощи раствора едкого кали, который наливался в кристаллизатор, куда на стеклянных подставках помещались стаканчики с клещами. Размер последних: диаметр 2,5 см, высота 3,5 см. Каждый день стаканы вынимались и просматривались под бинокуляром, и все изменения в развитии культуры отмечались. Во избежание расползания клещей края стакана обмазывались вазелином, а сам он сверх того ставился в более широкую склянку, на дно которой наливалось растительное масло для улавливания убегающих взрослых клещей. В каждый стакан отбиралось по 50 яиц клеща. В качестве корма употреблялась только зародышевая часть зерна.

Всего было поставлено три серии опытов, в которых устанавливался различный режим питания.

Перейду к описанию результатов первой серии опытов. Время их начала—9 июля, конец—21 августа. Все опыты шли при комнатной температуре, которая колебалась от 22 до 24°. Наряду с опытными культурами, в которых клещи голодали, были поставлены и контрольные с тем же количеством пищи и при той же влажности воздуха. В опытных культурах корм удалялся через двое суток на третьи, и клещи оставлялись на сутки в пустом стакане, в то время как контрольные клещи пищи не лишались. В опытной серии в эксперименте было 700 клещей (14 опытов), в контроле—600 (12 опытов). Полученные результаты приведены в табл. 1.

Таблица 1

Опыт

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	Общее количество	Среднее количество	%
Взрослых клещей	3	2	3	15	7	2	8	7	7	4	15	6	7	3	89	6,35	12,70
Погибших клещей	46	44	47	35	43	47	42	43	41	46	35	44	43	47	603	43,07	86,16
Гипопусов	1	4	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	8	0,57	1,14

Контроль

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Общее количество	Среднее количество	%
Взрослых клещей	25	28	33	26	28	32	30	19	19	20	15	27	302	25,17	50,34
Погибших клещей	19	7	14	9	8	9	7	16	26	24	34	22	195	16,25	32,50
Гипопусов	6	15	3	15	14	9	13	15	5	6	1	1	103	8,48	17,16

Из таблицы видно, что двухсуточное голодание сильно сказывается на развитии культуры. Количество клещей, достигших взрос-

лой стадии, в опытной серии очень невелико (12,70% к общему числу), в то время как контроль дает 50,3% взрослых. Зато процент смертности в опытной культуре равен 86,1, а в контроле только 32,5.

Систематическое недоедание в продолжение всего развития клещей, вызвав угнетенное состояние культуры и большую смертность, не способствовало образованию гипопусов. В опытной культуре гипопусов образовалось значительно меньше (1,14%), чем в контроле (17,16%).

Получив большую смертность при двухсуточном голодании, я решил уменьшить срок пребывания клещей без пищи. Для этого была поставлена вторая серия, в которой клещи питались в продолжение двух суток, а затем корм удалялся на одни сутки. В опытной серии было проведено 9 экспериментов с 450 клещами, а в контроле—3 с 150 клещами. Все опыты шли также при 80% влажности воздуха и при комнатной температуре, которая колебалась от 17 до 20°. Время постановки серии—от 17 августа до 15 октября. Полученные результаты приведены в табл. 2.

Таблица 2

Опыт

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Общее количество	Среднее количество	%
Взрослых клещей	3	5	4	5	5	9	7	9	11	58	6,44	12,88
Погибших клещей	47	45	46	45	45	41	43	40	39	391	43,45	86,90
Гипопусов	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0,11	0,22

Контроль

	1	2	3	Общее количество	Среднее количество	%
Взрослых клещей	29	32	33	94	31.34	62,68
Погибших клещей	16	15	14	40	15,00	30,00
Гипопусов	5	3	3	11	3,66	7,32

Эта таблица дает несколько неожиданную картину. Несмотря на то, что срок голодания был значительно уменьшен по сравнению с первой серией, мы все же сталкиваемся с очень большой смертностью клещей, практически такой же, как в первой серии опытов. В опытной культуре взрослых клещей 12,88%, в контроле 62,68%. В то же время имеет место очень большая смертность, достигающая в опытной культуре 86,9% при 30% в контрольной. Итак количество гипопусов не увеличивается и при ослабленном голодании. Окончательный подсчет дает только 0,2% гипопусов к общему числу клещей, в то время как в контроле эта цифра равна 7,3%.

В связи с тем, что трудным моментом являлось удаление мелких частиц корма, я перешел к переносу самих клещей, усыпленных парами эфира. Для того чтобы учесть, не влияет ли эфир на дальнейшее развитие клещей, я подвергал его действию параллельно и контрольные культуры. По этой новой методике была поставлена третья серия, в которой проведено 11 опытов с 550 клещами

10 контрольных с 500 клещей. Серия была начата 13 октября, окончена 17 декабря, при температуре 18—22°. Режим голодания тот же, что в предыдущей серии, двое суток клещи питались, третьи—голодали.

Результат приведен в табл. 3.

Таблица 3

Опыт

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Общее количество	Среднее количество	%
Взрослых клещей	25	14	15	20	19	26	29	22	27	21	23	241	21,81	43,82
Погибших клещей	25	36	35	30	31	24	21	28	23	29	27	309	28,00	56,18
Гипопусов . . .	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00

Контроль

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Общее количество	Среднее количество	%
Взрослых клещей	33	32	26	31	27	23	25	32	18	26	273	27,30	54,60
Погибших клещей	14	16	30	19	14	16	21	13	18	16	167	16,70	33,40
Гипопусов . . .	3	2	4	0	9	11	4	5	14	8	60	6,00	12,00

Из табл. 3 мы видим, что голодание оказывало действие на культуру. Количество клещей, дошедших до взрослой стадии, в опытных культурах меньше, чем в контроле, а число погибших значительно выше. Очень показателен процент образования гипопусов, равный нулю в опыте и достигающий 12 в контроле. Действие голода и в этой серии, усиливая смертность клещей, также не способствовало образованию гипопусов.

На основании сравнения всех трех серий можно притти к следующему выводу. Голодание, вызывая угнетенное состояние культур и увеличивая процент смертности клещей, не только не способствует образованию гипопусов, но, напротив, тормозит появление последних. Сравнивая материал параллельных культур, контрольных и опытных, мы видим, что в опытных число гипопусов всегда меньше, чем в контрольных. В то же время возможность образования имеет место, так как некоторый процент клещей в опытных культурах все время достигает даже и взрослой стадии. Следовательно, нимф первой стадии, которые могут давать гипопусов, еще большее количество.

Расхождение результатов второй и третьей серии при одном и ом же режиме питания, я думаю, можно объяснить следующими ричинами. Во-первых, мы имеем различие в сроках постановки пытов: вторая серия шла в августе и сентябре, тогда как третья основном)—в ноябре и декабре. Во-вторых, я применял различную етодику при создании режима голодания. Во второй серии корм з культуры удалялся иглой, причем часто приходилось сталкивать лещей с пищи, что могло вызвать повреждение последних и несколько увеличить процент смертности. В третьей же серии выни-

мался не корм, а сами клещи. Вследствие этого они подвергались меньшему беспокойству. Эти две причины и могли обусловить разницу окончательных данных.

В заключение считаю свои приятным долгом высказать глубокую благодарность проф. Е. С. Смирнову за ценные указания при выполнении данной работы и Е. А. Белоусовой за помощь при постановке опытов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Е. С. Смирнов и В. Г. Полежаев, Зоологический журнал, т. XV, в. 2, 1936.—2. Michael, British Tyroglyphidae, v. I (5), 1901.—3. A. M. Hora. The Annals of Applied Biology, v. 21, N 3, 1934.—4. Schulze. H. Ztschr. f. Morph. u. Okol. d. Tiere, 2, H.1/2, 1—57, 1934.—5. В. Г. Полежаев. Зоологический журнал, т. XVII, в. I, 1938.

INFLUENCE DE LA FAIM SUR LA FORMATION DES HYPOPES ENKYSTES CHEZ GLYCYPHAGUS DESTRUCTOR (SCHRK)

par W. G. Polejaev (Polezhaev) (Moscow)

Résumé

Trois séries d'experiments amènent l'auteur à la conclusion que la faim ne peut être considérée comme cause de la formation du stade hypopal chez Glycyphagus destructor: elle entrave même leur formation, provoquant un état de dépression dans les cultures expérimentales d'acariens et une mortalité considérable.

La quantité d'hypopes est toujours beaucoup moindre dans les cultures éprouvées par la faim que dans celles qui se développent dans des conditions normales; la formation d'hypopes y serait pourtant possible, car un pourcent considérable d'acariens atteint toujours l'état adulte.

Les différences entre les résultats de la II-e et III-e séries d'experiment peuvent être expliquées par l'influence saisonnière (la II-e série d'experimente fut effectuée en août et septembre, tandis que la III-e, en novembre et décembre) ou par quelques légères différences dans la technique des experiments.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 4

ЛЕТНЯЯ И ОСЕННЯЯ ВЫКОРМКА ГУСЕНИЦ КИТАЙСКОГО ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА И ВЛИЯНИЕ ИХ НА ДИАПАУЗУ КУКОЛКИ

Е. Х. Золотарев

Из Института зоологии МГУ и Центральной станции юных натуралистов

1. ВВЕДЕНИЕ

Вопрос о факторах, определяющих вольтинизм, наиболее полно изучен для тутового шелкопряда. Установлено, что его вольтинизм может меняться под влиянием различных внешних условий. Моновольтинные породы могут при известных обстоятельствах давать два поколения в год, а бивольтинные породы только одно поколение.

Говоря о вольтинизме какого-нибудь вида шелкопряда, обычно имеют в виду цикличность данного насекомого, свойственную ему в его естественной природной обстановке. Однако и в природе, повидимому, нет строгого разграничения видов по их вольтинизму. Один и тот же вид, в зависимости от климата различных частей обитаемого им ареала, может быть то моно-, то бивольтинным, становясь в некоторых случаях даже поливольтинным видом. Кроме того, и в пределах одной и той же местности вольтинизм может меняться в зависимости от условий погоды каждого вегетационного периода. В годы с рано наступающей теплой весной и продолжительной осенью моновольтинизм может переходить в бивольтинизм и вместо одного получается два поколения. Возможно, вероятно, и обратное явление. К сожалению, с этой стороны шелкопряды в их естественной обстановке изучены еще недостаточно полно. Известно, например, что предполагаемый предок нашему тутовому шелкопряду (Bombyx mori Z.) бабочка Theophila Mandarina Moore является би- и поливольтинным видом, тогда как большинство пород разводимого нами тутового шелкопряда имеет более или менее ярко выраженный моно- или бивольтинизм.

В отношении интересующего нас в настоящее время китайского дубового шелкопряда (Antheraea Pernyi Guer) нам удалось найти только одно указание по этому вопросу. По свидетельству Андрэ, этот шелкопряд «выкармливается в полуодомашненном состоянии в Маньчжурии и в Северо-восточном Китае. Он моно- и бивольтинен в зависимости от местности и способа выкормки».

Практическое значение проблемы овладения природой вольтинизма у китайского дубового шелкопряда огромно. Опыт разведения в СССР этого полезного насекомого показал, что вопрос о вольтинизме китайского дубового шелкопряда является одним из основных вопросов, от успешного и скорейшего разрешения которого в значительной мере зависит перспективность широкого промышленного развития чесучевого шелководства в ряде областей Союза.

Наиболее перспективным способом разведения дубового шелкопряда является выкормка гусениц на кустах дуба, однако она сопряжена с целым рядом значительных затруднений. Главнейшими из

них являются два: большая потеря гусениц от вредителей (особенно от птиц) и вопрос о вольтинизме этого насекомого.

Вегетационный период в средней полосе СССР, где произрастают основные массивы дубовых лесов, недостаточен для того, чтобы обеспечить выкормку в естественных условиях двух поколений китайского дубового шелкопряда. Поэтому здесь необходимо иметь либо скороспелую породу этого насекомого, которая могла бы уложиться своими двумя поколениями в сравнительно короткий вегетационный период, либо моновольтинную форму дубового шелкопряда. Если первое, т. е. вопрос о выведении скороспелой породы, целиком является селекционной задачей, то вопрос о моновольтинизме может быть решен двояко; путем выведения моновольтинной расы и путем экологического воздействия на организм. Практически задача экологической работы в данном случае сводится к тому, чтобы получить от первого поколения гусениц диапаузирующие, способные к зимнему сохранению коконы. Наши исследования показали, что у китайского дубового шелкопряда имеются два типа физиологически различных куколок: летние куколки первого поколения и осенние куколки второго поколения. Летние куколки обычно бывают негодны для длительного их сохранения, так как при достаточно высоких температурах очень быстро развиваются в бабочку, а при температурах ниже порога их развития погибают. Наоборот, осенние куколки бывают неспособны к немедленному развитию в бабочку, а требуют для этого некоторого периода покоя, зимовку.

Учитывая всю важность вопроса получения экологического моновольтинизма для обеспечения возможности широкого шелководства в средней полосе СССР, нами в 1937 г. и были сделаны первые попытки нащупать те факторы, которые могли бы вызывать моновольтинизм у китайского дубового шелкопряда. Первые работы исходили из наших знаний экологии вольтинизма у тутового шелкопряда. Однако это не дало положительных результатов. Китайский дубовый шелкопряд во многом отличается от тутового шелкопряда, различны и факторы внешней среды, влияющие на вольтинизм этой формы. В итоге работы 1937 г. нам все же как будто удалось нащупать путь, идя по которому, можно будет вскрыть механизм вольтинизма китайского дубового шелкопряда с тем, чтобы в дальнейшем поставить вопрос об управлении этим явлением в интересах нашего народного хозяйства.

2. ОПЫТЫ УКРАИНСКОЙ СТАНЦИИ ШЕЛКОВОДСТВА ПО ЭКОЛОГИИ ВОЛЬТИНИЗМА КИТАЙСКОГО ДУБОВОГО ШЕЛКОПРЯДА

Вопросом экологии вольтинизма китайского дубового шелкопряда в 1937 г., кроме нас, занимался Б. Н. Михин на Украинской станции шелководства.

Весной 1937 г. Б. Н. Михиным были взяты две группы коконов: первая группа—коконы осенней завивки 1936 г., вторая группа—коконы летней завивки 1936 г., полученные от гусениц, выкармливаемых в 1936 г. при Украинской станции шелководства.

Коконы первой партии делились на четыре части: одна часть инкубировалась при 16°, вторая—при 20°, третья—при 24° и четвертая—при 28°. Во второй партии коконов было три серии—коконы, инкубирующиеся при 16, 24 и 28°. Грена, полученная от бабочек, вышедших из коконов отдельных групп каждой из партий, в свою очередь, инкубировалась в разных температурах 16, 20, 24 и 28° для первой партии коконов. В конце июня и в первых числах июля выкормка опытных гусениц была закончена.

В итоге инкубации полученных коконов все куколки дали бабочек. Таким образом, было констатировано, что ни одна из испытанных температур инкубации материнских куколок и грены весной 1937 г. не повлияла на вольтинизм летних куколок первого поколения. Не сохранился признак моновольтинизма и у тех куколок, которые были завиты гусеницами, происходящими из «моновольтинной» группы коконов 1936 г.

3. НАШИ ОПЫТЫ 1937 г.

В 1937 г. нами изучались следующие экологические факторы, могущие, как нам казалось, так или иначе влиять на вольтинность китайского дубового щелкопряда: температурные условия зимовки материнских коконов, продолжительность их зимовки, температурные условия инкубации материнских коконов и грены, условия развития гусениц и температурные условия завивки ими своих коконов.

Исходным подопытным материалом служили коконы осенней завивки 1937 г., полученные нами с Крымского опорного пункта по дубовому шелкопряду в деревне Скеля Балаклавского района в Крыму. Все коконы были одного дня завивки—20 октября 1936 г. В Москве эти коконы в количестве 1500 штук были получены в ноябре 1936 г. и с 1 декабря они были внесены в зимовочные камеры с температурами +5°, +2°, 0°, —2° и—5°. Влажность во всех камерах была довольно высокой—80—85%. Первая партия коконов в количестве 500 (по 100 штук из каждой температуры зимовки) была взята из зимовки 20 апреля 1937 г., т. е. после 4 1/2-месячного хранения коконов в указанных температурах. Взятые из холодильных камер коконы постепенно в течение двух-трех дней вносились в инкубационную температуру. Инкубация коконов при этом проводилась не в одной, а параллельно в трех температурах. Коконы, хранившиеся в каждой из указанных выше зимовочных температур, делились на три части: одна часть коконов инкубировалась в температуре +18°, другая часть—в температуре +25° и третья часть—в температуре +28°. Влажность при инкубации коконов не учитывалась.

Инкубация проходила нормально, выходившие из коконов бабочки хорошо спаривались и откладывали грену. Почти совершенно не дали бабочек коконы, хранившиеся в температуре—5°. Из коконов же, хранившихся в температуре—2°, выходили несколько ослабленные бабочки.

Отложенная бабочками грена тут же помещалась в инкубацию, инкубация грены каждой из тех партий также производилась параллельно в трех температурах: 18, 23 и 28°. В каждом из получившихся таким образом 36 вариантов опыта инкубировалось от 3 до 10 кладок. Выкормка гусениц, начинавшаяся во второй половине мая, первоначально проходила на букетах под марлевыми колпаками в слегка подтапливаемом помещении. Начиная с третьего возраста, гусеницы были высажены на букеты, поставленные под навес, а несколько позже были перенесены на корыта. Как правило, в начале выкормки смена корма проводилась через день, а позже—ежедневно. До самой завивки гусеницы воспитывались отдельными кладками, по кладке на одном корыте. Всего во всех вариантах до завивки было доведено 85 кладок. Развитие гусениц проходило нормально. На завивку гусеницы пошли в первых числах июля.

Завитые коконы сначала срезались вместе с веточками, на которых они были сделаны, затем они на некоторое время подвешивались, чтобы дать гусенице возможность спокойно давить свой

кокон и перелинять на куколку, после чего очищались от сдора и клались на инкубацию. Инкубация завитых коконов проходила тут же в выкормочном помещении при довольно высокой природной (июль—август) температуре.

Ни в одном из вариантов не получилось диапаузирующих куколок. Это показывает, что, очевидно, вольтинизм китайского дубового шелкопряда не определяется температурными условиями существования и развития материнской куколки и условиями развития грены. В этом отношении китайский дубовый шелкопряд, повидимому, существенно отличается от тутового шелкопряда. Как известно, температура инкубации материнской грены бивольтинных пород тутового шелкопряда может менять вольтинизм грены следующего поколения.

Кроме выяснения влияния температурного воздействия на куколку и грену, нами были поставлены также опыты с влиянием на вольтинность дубового шелкопряда высокой и низкой температуры в период завивки гусениц и их окукливания. Для этого в июле 1937 г. четыре партии гусениц пятого возраста были помещены в помещение с температурой 14—15°. В этой температуре данные гусеницы находились примерно всю вторую половину пятого возраста, в ней же они завивали свои коконы и линяли куколку. Контролем к этому опыту служили все другие гусеницы, оставшиеся завиваться в нормальных условиях нашего выкормочного помещения, при температурах от 23 до 27°. Условия влажности и освещения в обоих случаях были примерно одинаковыми. В результате инкубации коконов, завитых в условиях такой пониженной температуры (14—15°), было установлено, что все они оказались недиапаузирующими и вскоре дали бабочек.

Этот опыт показал нам, что диапаузное и бездиапаузное состояние куколок китайского дубового шелкопряда, повидимому, не зависит от того, при какой температуре—низкой или высокой—происходила завивка и окукливание.

3.VI.1937 г. из холодильника была взята вторая партия крымских коконов осенней завивки 1936 г. Эта партия имела, таким образом, 6-месячную зимовку с 1.XII.1936 г. по 3.VI.1937 г. Коконы сохранялись в температурах +5°, +2°, 0°, —2° и —5°. Взятые коконы из каждой данной температуры хранения делились на две группы. Одна группа инкубировалась в температуре +23°, другая—в температуре +28°. Влияние продолжительности хранения на жизнеспособность коконов было констатировано лишь для коконов из температур—5° и—2°. Куколки, хранившиеся в температурах нулевой и выше нулевой, дали хороший выход бабочек и нормальную их плодовитость.

Грена, полученная от каждой партии бабочек, делилась на две примерно равные части: одна половина кладок инкубировалась в температуре около +17°, другая половина—в температуре +27°.

Полученные в результате инкубации грены гусенички, как и при выкормке первого потока, два первых возраста выкармливались под марлевыми колпаками на букетах из веток дуба. Позже они были посажены на ветки, поставленные в корыта, и воспитывались открыто.

Выкормка гусениц этого второго потока первого поколения началась немногим раньше, чем появились у нас первые гусеницы второго поколения. Гусеницы первого потока первого поколения развивались в весенне-летний период, питались молодым сочным листом и завивали коконы в наиболее жаркий месяц года—в июле. Выкормка гусениц второго потока первого поколения началась в разгар лета, в самую жару, и закончилась осенью, когда похолодание погоды весьма ощутительно тормозило развитие гусениц и

особенно страдала от этого завивка (конец сентября). Существенная разница заключалась также и в корме. Корм гусениц второго потока отличается от корма в весенне-летний период большей грубостью и меньшей сочностью. Гусеницы второго потока развивались значительно медленнее и менее дружно, чем гусеницы первого потока. Особенно ухудшались условия в конце выкормки. Сентябрьское понижение температуры тормозило развитие гусениц, лист грубел, желтел и становился сильно сухим. Далеко не все варианты выкормки гусениц второго потока удалось довести до коконов. Всего было получено коконов от 18 кладок: от 15 кладок грены, инкубировавшейся в 27°, и от 3 кладок грены, которая инкубировалась в 17°. Как и осенью 1936 г., нам под Москвой не удалось докормить до коконов и гусениц второго поколения.

Основная масса коконов, полученных от гусениц второго потока, завивалась в период потепления

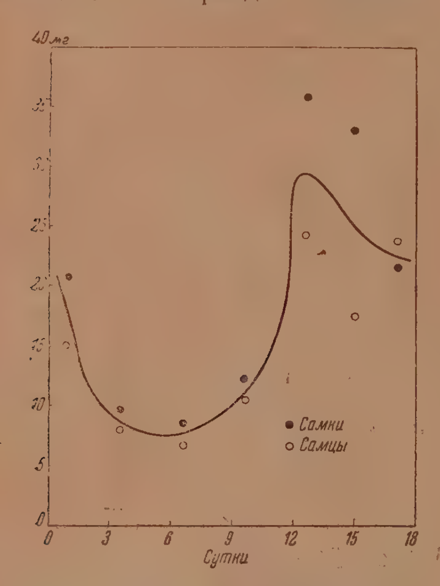


Рис. 1. Потеря в весе перезимовавших куколок при инкубации коконов в T = 23°C (мг/сутки)

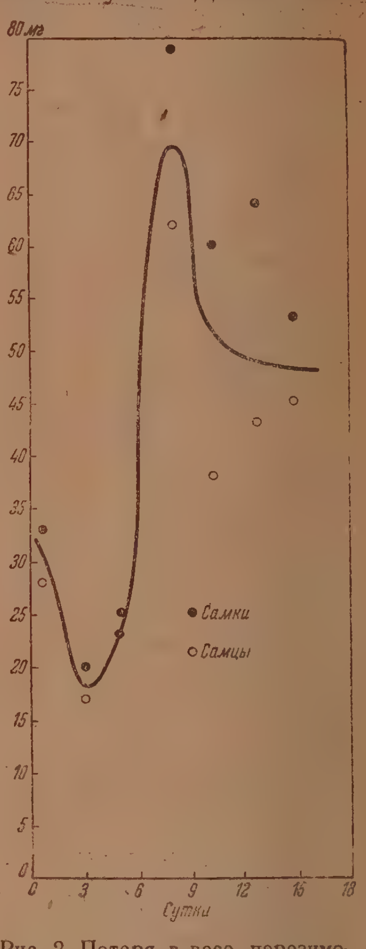


Рис. 2. Потеря в весе перезимовавших куколок при инкубации коконов в T = 28°C (мг/сутки)

погоды между 16 и 19 сентября 1937 г. После 19 сентября эти коконы еще целый месяц находились при естественных, постепенно снижающихся температурах в том же выкормочном помещении. С 19.IX по 14.X коконы окончательно довились и находившиеся в них гусеницы перелиняли в куколках. Вследствие пониженной температуры этот процесс довивки коконов и линьки на куколку проходил очень медленно.

15 октября 1937 г. была взята пробная партия этих коконов и внесена в инкубацию для определения их состояния. Как при летней инкубации коконов первого потока, так и теперь этим путем мы намеревались выяснить, не окажутся ли наши коконы первого же

поколения, но «второго потока», диапаузирующими, или же они, как и летние коконы, немедленно разовьются в бабочек. Инкубация коконов проходила в +25° и при влажности 60—70%.

Типичными кривыми потерь веса развивающейся куколкой являются кривые, представленные на рис. 1 и 2, полученные нами весной 1937 г. для перезимовавших куколок дубового шелкопряда. Приведенные кривые вычерчены на основе средних данных для 10 куколок каждого пола для каждой температуры. В начале развития

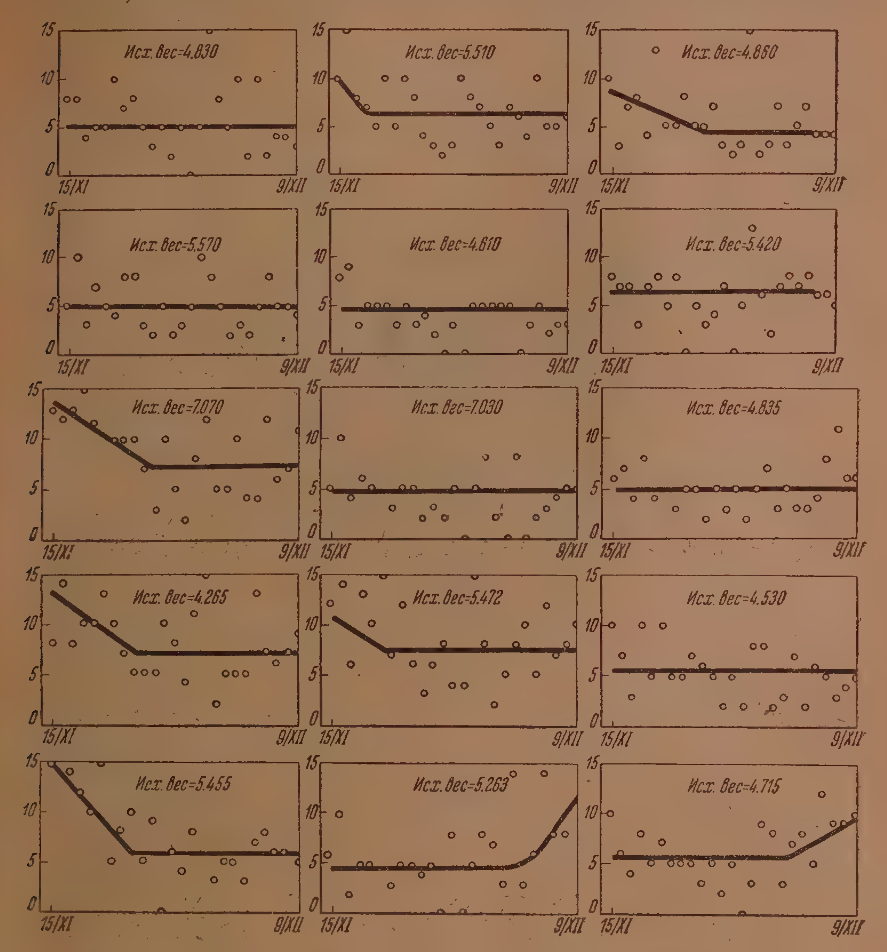


Рис. 3. Потеря в весе крымскими куколками второго поколения в период их диапаузы при инкубации в 25°С (на вертикальной оси — потеря в мг за сутки, по горизонтальной оси — даты инкубации)

куколки ежедневная потеря ее в весе бывает довольно значительной, затем она уменьшается и достигает определенного минимума, после которого следует подъем. Перед выходом бабочек из куколки кривая падения веса снова несколько снижается.

Характер падения веса осенней диапаузирующей куколкой второго поколения до прохождения ею зимовки изучался нами на куколках осенней завивки 1937 г., которые были получены из Крыма. Они инкубировались в совершенно одинаковых условиях с нашими опытными куколками, в термостате с температурой 25°. Первые 25 дней куколки взвешивались ежедневно, последующие дни через

два дня на третий, а по истечении 50 дней еще реже. Нормально для полного развития куколки китайского дубового шелкопряда в бабочку при температуре +25° бывает достаточно 20—25 дней. На рис. 3 приводятся типичные кривые потери в весе куколками второго крымского поколения.

Всего изучалось три партии этих куколок (разных сроков завивки 12.IX, 25.IX и 13.X.1927 г. по 10 штук в партии). Кроме этих взвешиваемых куколок, инкубировалось также еще по 10 куколок, которые не взвешивались. Последние служили как бы контролем к взвешиваемым, т. е. подвергавшимся некоторому беспокойству, куколкам. Все эти куколки за весь 25-дневный период инкубации их в +25° бабочек не дали (табл. 1).

Таблица 1. Результаты 25-дневной инкубации с 14.XI по 9.XII.1937 г. крымских куколок второго поколения осенней завивки 1937 г.

Группа куколок	Количество инкубировавшихся куколок	Из них в течение 25 дней инкубации при +25°	
		дало бабочек	не дало бабочек
Ранней завивки 12.IX.1937 г.	20	0	20
Средней завивки 25.IX.1937 г.	20	0	20
Поздней завивки 13.X.1937 г.	20	0	20

Тот факт, что куколки не давали бабочек, указывает на то, что они пребывали в данном случае в состоянии диапаузы. Необходимо отметить, что это состояние торможения у крымских куколок, которыми мы располагали, было довольно неустойчивым и некоторые из куколок хотя и с значительным запозданием, но все же дали бабочек уже в декабре. Мы полагаем, что в данном случае такая неустойчивость этих крымских куколок в диапаузировании объяснялась прежде всего тем, что их инкубацию мы начали довольно поздно, в середине ноября, когда наиболее устойчивая фаза диапаузирования куколок китайского дубового шелкопряда уже прошла и некоторые из них уже стали выходить из этого состояния. Этим и объясняется подъем кривой ежедневной потери веса у некоторых куколок, что свидетельствует о начале их развития. Видимо, состояние устойчивого диапаузирования у этих куколок проходит задолго до весны, еще в начале января. Для иллюстрации сказанного приведу здесь рис. 4, на котором изображены кривые потерь в весе куколками, взятыми из зимовки 31 декабря. Кривые относятся к куколкам той же крымской партии осенней завивки 1937 г. С 15 ноября 1937 г. до момента помещения их в инкубацию при температуре +25° эти куколки находились в нормальной зимовочной температуре +2°. Эти кривые свидетельствуют о развитии этих куколок. Все куколки, взятые на пробу в течение двадцати пяти дней их инкубации в +25°, дали бабочек. По техническим причинам нам не удалось наладить регулярного взвешивания куколок строго через

24 часа. Одна и та же куколка взвешивалась хотя и ежедневно, но не в одинаковые часы дня — то с утра, то в конце дня.

Параллельно с крымскими куколками второго поколения нами инкубировались наши опытные куколки первого поколения второго потока. Всего в инкубацию было помещено 43 кокона, половина из них (20) была получена из грены, инкубировавшейся в +27°, другая

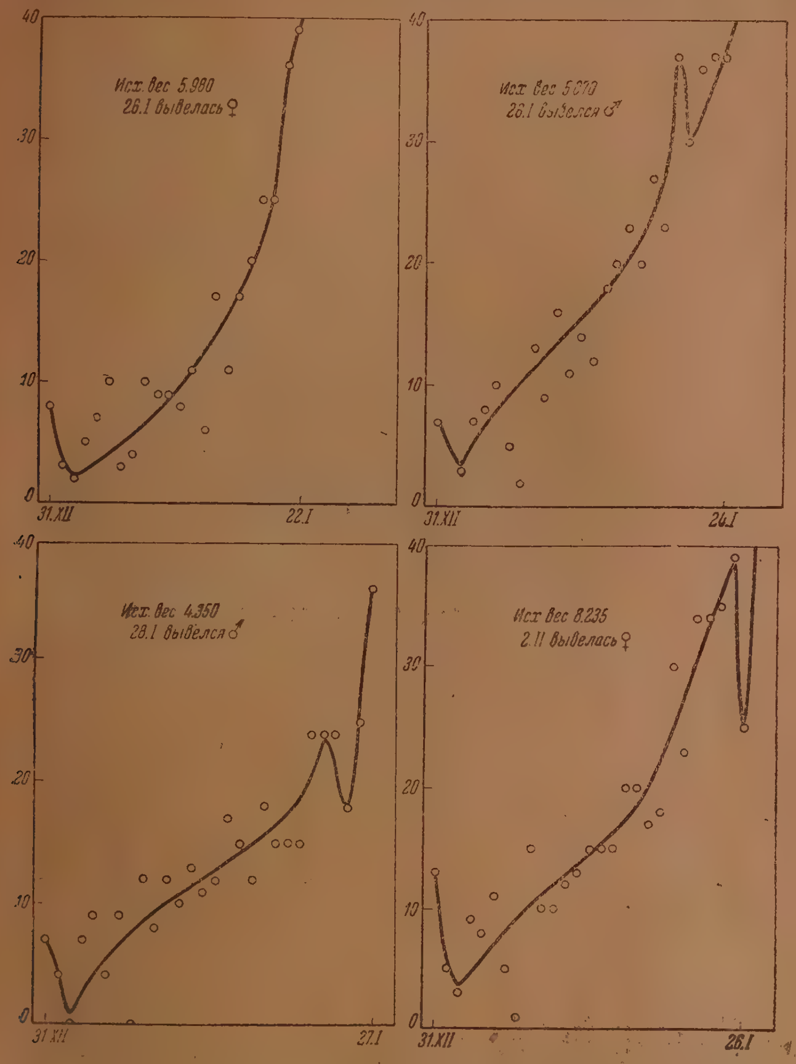


Рис. 4. Потеря в весе крымскими куколками второго поколения после окончания их диапаузы при инкубации в 25°С

половина (23) — из грены, инкубировавшейся в +17°. Десять коконов первой партии ежедневно взвешивались. На рис. 5 изображены кривые ежедневной потери в весе этими десятью куколками первого поколения второго потока, а в табл. 2 приведены данные о результатах инкубации всех 43 куколок.

Как на рис. 5, так и из этой таблицы видно, что наши опытные куколки первого поколения оказались диапаузирующими, т. е. такими же, как и крымские куколки второго поколения. Это сходство наших

диапаузных куколок с таковыми же из Крыма подтверждается не только тем, что они оказались неспособными к немедленному раз-

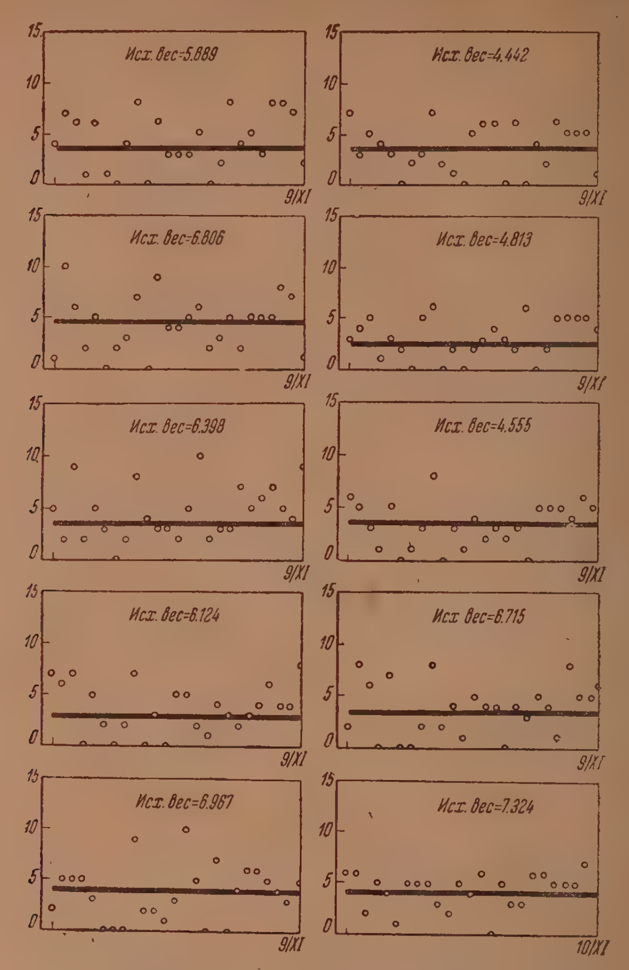


Рис. 5. Потеря в весе опытными куколками первого поколения второго потока в период их диапаузирования при инкубации в 25°

Таблица 2. Результаты 25-дневной инкубации (с 15.X по 10.XI.—1937 г.) опытных куколок первого поколения второго потока осенней завивки 1937 г.

Группа коконов	Количество инкубировавшихся коконов	Из них в течение 25 дней инкубации при +25°C	
		дало бабочек	не дало бабочек
Инкубация грены в +27° . . .	20	0	20
Инкубация грены в +17° . . .	23	0	23

витию, но также и тем, что это состояние диапаузирования у них окончилось примерно в одно и то же время, что и у крымских куколок второго поколения.

15 октября 1937 г. наши опытные куколки были помещены в камеру для зимнего их хранения, до 14.XI они находились в температуре +5°, а с 14.XI — в +2°. 31.XII.1937 г. из этой зимующей партии была взята проба куколок и помещена в инкубацию при 25°. Все эти куколки вскоре дали бабочек (рис. 6).

Таким образом, мы полагаем, что нам удалось экспериментально получить моновольтинизм у бивольтинной популяции китайского дубового шелкопряда.

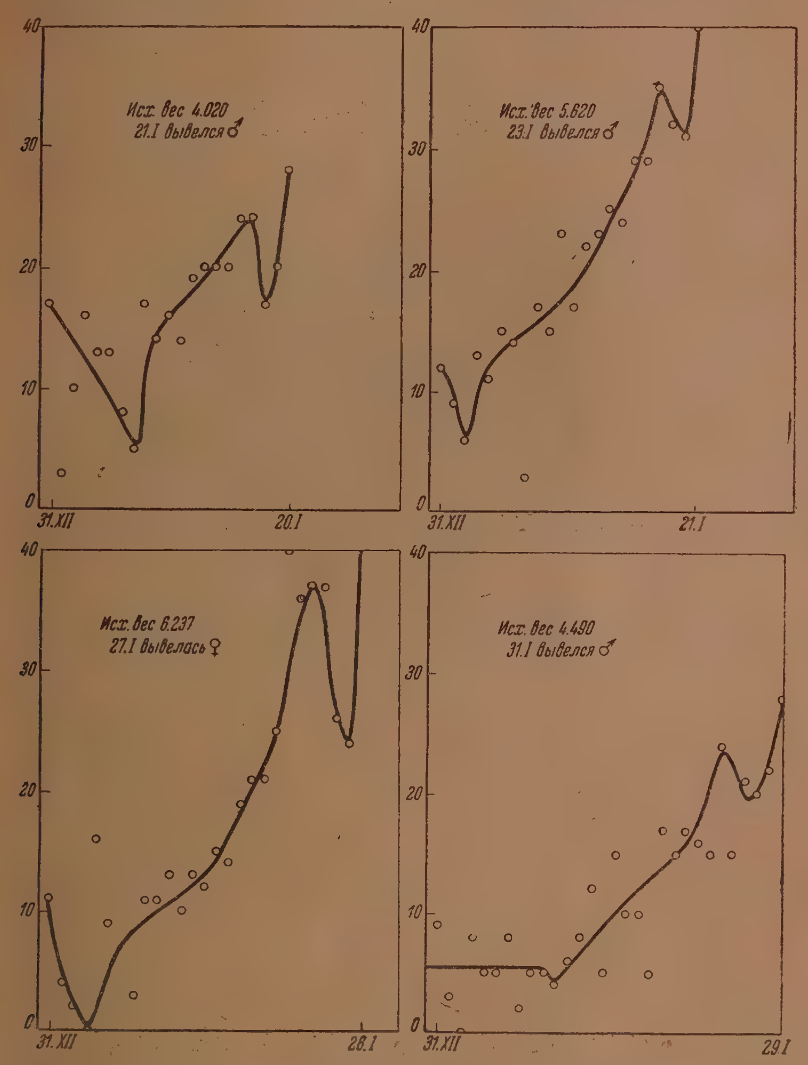


Рис. 6. Потеря в весе опытными куколками первого поколения второго потока после окончания их диапаузирования при инкубации в 25°

Наши опыты 1937 г. не только дают ответ на то, что вольтинность китайского дубового шелкопряда зависит от внешних условий, но и показывают, что гусеница является той стадией развития китайского дубового шелкопряда, действуя на которую, можно изменять в желаемом для нас направлении вольтинизм этого насекомого. Если у тутового шелкопряда его вольтинность может зави-

сеть от условий развития особи на стадии материнской грены, то у китайского дубового шелкопряда условия развития на этой стадии, повидимому, не имеют такого значения. Не имеют влияния на вольтинность дубового шелкопряда и условия развития куколки материнской особи.

Чем отличаются весенне-летние условия развития гусениц от летне-осенних? Очень многим. Прежде всего характером погоды — температурой и влажностью воздуха. Развитие гусениц в весенне-летний период протекает при постепенно повышающихся температурах и все убывающей влажности воздуха. Условия существования гусениц в летне-осенний период оказываются диаметрально противоположными. В начале их развития стоит сухая и жаркая погода, а затем по мере наступления осени температура воздуха все время падает, а влажность его все возрастает.

Большие различия имеются и в корме, которым приходится питаться гусеницам в весенне-летний и летне-осенний периоды. Если в весенне-летний период гусеницы китайского дубового шелкопряда, особенно первые их возрасты, получают еще мягкий и сочный, развивающийся лист дуба, то в летне-осенний период гусениц приходится кормить уже огрубевшим взрослым листом.

Этот комплекс условий — температура и влажность окружающей среды, характер корма гусениц, — повидимому, и определяет собой вольтинность китайского дубового шелкопряда. Имеет ли значение в этом отношении весь перечисленный комплекс условий, или некоторые из компонентов данного комплекса являются главными, ведущими, а другие менее важными и даже второстепенными, сейчас пока сказать трудно.

Наш вывод находит себе подтверждение и в высказываниях по этому вопросу некоторых старых авторов. Так, например, Андрэ пишет следующее: «Этот дубовый шелковичный червь выкармливается в полуодомашненном состоянии в Манчжурии и Северо-восточном Китае. Он моно- и бивольтинен в зависимости от местности и способа выкармливания... На севере и в центре Франции его легко сделать моновольтинным, немного задерживая выход весной, как это делается с Cynthia. Для этого бывает достаточно держать коконы в прохладе, благодаря чему бабочки выходят лишь в конце апреля или в конце мая».

Д. М. Россинский (1912) сообщает о ряде попыток выкормок одного поколения в год этого шелкопряда в России в конце прошлого столетия; к сожалению, он не указывает, каким способом это достигалось.

ВЫВОДЫ

1. Вольтинизм китайского дубового шелкопряда (способность или неспособность к диапаузе его куколок) зависит от внешних условий.

2. Из внешних условий развития дубового шелкопряда наиболее важными с точки зрения вольтинности являются условия развития его личиночной стадии (а не стадии грены, как у тутового шелкопряда, или куколки материнской особи).

3. При воспитании гусениц первого поколения в весенне-летний период в средней полосе Союза получающиеся куколки не диапаузируют, а развиваются в бабочек второго поколения. При воспитании же гусениц первого поколения в летне-осенний период параллельно с гусеницами второго поколения получаются куколки, которые диапаузируют.

4. Диапауза куколок первого поколения, выкормленного в летне-осенний период, ничем не отличается от таковой у осенних куколок второго поколения бивольтинной популяции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Б. Л. Астауров, Племенное шелководство в Японии и задачи шелководства в СССР. Гос. изд. колх. и совх. литер., 1933.—2. Э. Ф. Поярков, Тутовый шелкопряд (Bombyx mori L.), часть I, Биология и разведение. Изд. Ср.-Аз. ин-та шелководства, Ташкент, 1929.—3. Э. Ф. Поярков, Журн. Природа, № 5, 1936.—4. Д. М. Россинский, Китайский дубовый шелкопряд Autheraea Perny, Москва, 1912.—5. E. André, Elevage des vers à soie sauvages, Paris.

SUMMER AND AUTUMNAL REARING OF THE CHINESE OAK SILKWORM AS INFLUENCING THE DIAPAUSE OF THE PUPA

by E. Zolotarev

From the Laboratory of Entomology, Institute of Zoology, Moscow State University

Summary

The problem concerning the diapause of the pupa of the Chinese oak Silkworm (Antheraea Pernyi Guer) is of great importance for its breeding. In 1937, the author investigated the causes inducing the diapause in these pupae. Diverse temperature effects, both of maternal pupae and eggs were tested, as it is done in case of a change of the diapause in eggs of the mulberry Silkworm (Bombyx mori L.). Those experiments did not give any positive results. On carrying out breedings of caterpillars of the first generation during the summer—autumnal period, the author succeeded to obtain first generation pupae with the diapause shown by all of them without any exception (usually the diapause occurs among pupae of the second generation).

The author makes the following conclusions:

(1) The voltinism of the Chinese oak Silkworm (capacity or incapacity of its pupae for the diapause) depends on external conditions.

(2) Among external conditions of the oak Silkworm development the most important from the point of view of voltinism are the conditions of the development of its larval stage and not of maternal pupa or of the eggs stage as in the case of the mulberry silkworm.

(3) When caterpillars of the first generation are reared during the spring-summer period in the middle zone of the USSR, the pupae obtained have no diapause; but develop into imagos of the second generation. In rearing caterpillars of the first generation during the summer-autumnal period parallel with those of the second generation, pupae with the diapause are obtained.

(4) The diapause of first generation pupae, bred in summer-autumnal period differes in no way from that observed in autumnal pupae of the second generation of a bivoltine population.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 4



ЯВЛЕНИЕ ФОРЕЗИИ У ПУХОЕДОВ

Г. С. Марков

Из лаборатории зоологии беспозвоночных Петергофского биологического института (Зав.—проф. В. А. Догель)

Летом 1935 и 1936 гг. при работе над динамикой паразитофауны скворца в Старом Петергофе мне пришлось столкнуться с явлением форезии у пухоедов. На 25% кровососок Ornithomyia chlopus Bergr. обнаружены были особи Philopterus sturni Schrank. Своими ротовыми частями они крепко держались за брюшко мух (рис. 1, выполнен С. М. Штейнбергом). Этот интересный биологический факт имеет свою краткую историю.



Рис. 1. Кровососка с прикрепившимися к ней пухоедами

Впервые упоминает о нем Давид Шарп (Scharp, 1890), который, к сожалению, не указал видов мухи и пухоедов. В 1896 г. Лезью (Lesue) дал подобным явлениям наименование „форезии". Вебер (Weber, 1933) определяет явление форезии, как использование одним животным другого в целях передвижения.

Классическим примером Лезью была муха Limosina sacra, использующая для передвижения навозника Ateuchus laticollis. Эйхлер (Eichler, 1936) определяет форезию, как пространственный „паразитизм".

Дальнейшие находки: 1903 г. Форзиус (Forsius)—Degeeriella quadratus (N) на Ornithomyia avicularia с Tetrao tetrix; 1908 г. он же—Degeeriella uncinosa (N) с Corvus cornix; 1910 г. Мьеберг (Mjöberg) Philopterus sturmi—7 и 3 экземпляра на Ornithomyia sp. со скворца; Ванах (Wanach) на брюшке O. avicularia нашел Philopterus sp. (хозяин—черный дрозд); 1911 г. Якобсон (Jacobson, 1911) обнаружил на Eucichla cyanura—Ornithoica pusilla с неизвестными пухоедами на брюшке; 1919 г. Джонсон (Johnson, 1922) на O. avicularia с Perisoreus barbouri нашел каких-то пухоедов; 1920 г. Макати (Mc-Atee, 1922) на O. avicularia с Corvus brachyrhynchos hesperis обнаружил Degeeriella rotundata (O). В том году Манн (Mann, 1920) на стрекозе Ischnogomphus jessei нашел Gyrops и Trichodectes. 1926 г. Юинг (Ewing, 1927) на O. avicularia с Melospiza melodia и Dumetella carolinensis—Degeeriella interposita (K); 1927 г. Варбуртон (Warburton, 1928) на O. avicularia с черного дрозда нашел несколько экземпляров Degeeriella marginalis. 1932 г. Пеус (Peus, 193_) на хоботках Aedes intrudens обнаружил самок Trichodectes tibialis. 1933 г. Томас (Thomas, 1933) на Paraceras melis нашел Trichodectes melis. 1935 г. Петерс (Peters, 1935) на Gasmerodis albus egretta нашел Lynchia americana с 31 личинкой Esthiopterum botauri (Osborn). Наконец, в 1937 г. Хорман (Hormann) сообщает о нахождении им двух пухоедов на Ornithomyia anchineuria. Чаще всего находили по одному пухоеду. Локализация пухоедов—брюшко, основания крыльев, лапки, хоботок (у Aedes).

Ни один из названных выше авторов не подверг это явление детальному обследованию, ибо это были лишь случайные находки.

Мой материал дает возможность точнее осветить значение этого интересного явления в цикле размножения и в распространении пухоедов. Форезия наблюдалась в течение всего времени паразитирования мух на скворцах, т. е. с 25.VI по 31.VIII. На 14 из 55 мух (25%)

были Philopterus. Все мухи с пухоедами пойманы были на птенцах (на 10 из 37 исследованных, т. е. на 27%).

К пониманию значения этого явления помогают подойти данные о сезонном распространении пухоедов Philopterus sturni на скворцах:

Таблица 1. Распространение Philopterus sturni на скворцах

Месяц	Средняя интенсивность заражения Philopterus	
	птенцов	взрослых
Апрель	—	9
Май	3	5
Июнь	7	3,6
Июль	9	1,7
Август	4	4
Сентябрь	1	—

Как видно из таблицы, интенсивность заражения птенцов пухоедами Ph. sturni возрастает с 3 штук в мае до максимума в 9 штук в июле. Как видно из табл. 2, большинство (80%) находок мух с пухоедами приходится на июнь—август, т. е. как раз на тот период, когда заселенность птенцов этими пухоедами достигает определенного максимума (9 штук), а затем снижается в августе до 4 экземпляров на птенца. Вместе с тем неуклонно уменьшавшаяся интенсивность заражения взрослых скворцов (1,7 в июле—в результате переселения части пухоедов на птенцов) возрастает в августе до 4 экземпляров на птицу. Напрашивается вывод: Philopterus мигрируют с птенцов (возможно, и обратно на взрослых птиц) после того, как плотность поселения их на птицах достигла определенного уровня. Возможно, какое-то влияние оказывает и наступающая в этот период линька птиц. Эти обстоятельства хорошо согласуются с нахождением мух с пухоедами только на птенцах и с данными по сезонным изменениям интенсивности заражения.

Из 14 мух с пухоедами было 3 самца и 11 самок (из них 2 беременные)—это соответствует соотношению полов у Ornithomyia (13: 35).

Таблица 2. Учет форезии Philopterus sturni на Ornithomyia chloropus

№ птицы	Дата обследования	Общее число Philopterus на птице	Число Philopt. на мухах	То же в %	Из них	
76	1.VII.1935	2	1	50	—	1
81	1.VII.1935	15	1	7	—	1
88	9.VII.1935	89	3	3,3	1	2
89	9.VII.1935	11	1	10	—	1
91	13.VII.1935	4	3	75	2	1
92	13.VII.1935	2	1	50	—	1
118	31.VIII.1935	3	2	66	1	1
181	25.VI.1936	98	15	15	10	5
182	27.VI.1936	1	1	100	1	—
197	5.VIII.1936	10	2	20	2	—

В табл. 2 представлены данные о пухоедах, использующих мух для переселения. Как видно, на мухах встречалось от 3 до 75% (100%—при одном пухоеде всего) общего числа Philopterus на птице. Из этих 30 пухоедов было 17 самцов и 13 самок. Отношение 57% самцов к 43% самок практически совпадает с наблюдавшимся в этот период отношением между полами (58% самцов к 42% самок). У Philopterus sturni ни разу не наблюдались подобным образом переселяющиеся личинки.

Мнения авторов о значении этого явления сильно расходятся именно потому, что базировались на случайных наблюдениях. Так,

Юинг (1926) считает наличие форезии у пухоедов (главным образом у Degeerilla) важным приспособлением, способствующим более широкому расселению. Юинг предполагает, что пухоедов к мухам может привлекать наполненное кровью, согретое на птице тело мух и, возможно, какие-либо привлекающие вещества, выделяемые мухами. Юинг подчеркивает, что находки были сделаны на свежеубитых птицах и форезия не может являться следствием простого бегства пухоедов с остывающей птицы. В моем материале мухи с пухоедами найдены были даже на живых птицах. Это подтверждает окончательно мнение Юинга. Эйхлер (1936), наоборот, считает форезию пухоедов случайным явлением и при этом в качестве примера ссылается на случай Манна (пухоеды на стрекозах). По его мнению, пухоеды цепляются вообще „за что попало". Исходя из моих данных, взгляд Эйхлера следует считать ошибочным, так как форезия Philopterus sturni наблюдалась слишком часто (25% мух с пухоедами на 27% скворцов с июня по август, в среднем 13% особей Philopterus находились на мухах), чтобы считать ее „случайным" явлением.

Преобладание мух род Ornithomyia среди других переносчиков правильно объясняется Эйхлером: Ornithomyia представляют собой наиболее часто встречающихся кровососок. Для объяснения же преобладания среди мигрирующих на мухах пухоедов родов Degeeriella и Philopterus можно выдвинуть следующее предположение. Как известно, оба рода относятся к подотряду Ischnocera, представители этого отряда характеризуются своей малой подвижностью и меньшей распространенностью на птицах (слабо развитые лапки по Мьебергу, 1911) по сравнению с другим подотрядом Amblycera. Совершенно ясно, что мух пухоеды „используют" в целях своего более широкого расселения. Отсюда напрашивается вывод, что природная малая подвижность некоторых Ischnocera возмещается явлением форезии.

THE PHENOMENON OF PHORESIA IN MALLOPHAGA

by G. S. Markov

(From the Laboratory of the Invertebrate Zoology, Biological Institute of Peterhof)

Summary

The author gives an account of the phenomenon of phoresia in Mallophaga.

On the ground of a vast material collected by the author some conclusions are made with regard to phoresia of Philopterus sturni Schrank on the hippoboscid fly Ornithomegia chlopus Berger.

On 14 flies of 55 examined ones 24 per cent Philopterus were present. Flies with Mallophaga were found on 10 of 37 (27 per cent nestlings of starlings inspected from 25.VI till 31.VII). By comparing these data with those obtained by the author on the spead of Philopterus on starlings from April till September, he comes to the conclusion that a migration of Mallophaga from the nestlings takes place. The author's data on the frequency of phoresia testify against the opinion of Eichler (1936), concerning „the chance occurence of this phenomenon". Proceeding from the fact, that the phenomenon of phoresia is chiefly known among inactive Ischnocera" (g. Degeeriella, Philopterus) the author is led to suppose the inherent lack of mobility of some Mallophaga to be compensated by the phenomenon of Phoresia.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 4

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО ВЕСОВОМУ СООТНОШЕНИЮ ОРГАНОВ У ЧЕРНОМОРСКИХ LAMELLIBRANCHIA 1937 г.

Г. А. Афанасьев

Из лаборатории кафедры зоологии беспозвоночных МГУ

ВВЕДЕНИЕ

Данных по весовому соотношению органов в биологической литературе весьма мало. Выражая некоторые морфологические данные в количественном отношении друг к другу и ко всему организму, мы можем получить количественные показатели, которые должны помочь вскрыть и выразить различные закономерности.

Биометрия, занимаясь ростом организмов, касается соотношений отдельных органов в виде корреляционных зависимостей, но берет материал по выбору и ограничению. Много данных сведено в книге Y. Huxley «Problems of relative growth». В советской литературе можно указать работы акад. И. Шмальгаузена.

В чисто же морфологической литературе, особенно для беспозвоночных, количественное исследование еще мало применялось. Моя работа есть попытка дать фактический материал по количественному соотношению органов у некоторых Lamellibranchia.

Руководителем работы является проф. Л. А. Зенкевич, которого я искренно благодарю за подбор литературы, консультацию и руководство.

Обзор литературы

Если мы обратимся к соответственной литературе по беспозвоночным, то увидим, что она очень невелика. Большой материал по количественной характеристике органов и их соотношений имеется применительно к человеку. Можно указать также известную монографию H. Donaldson «The Rat», дающую детальное количественное описание органов крысы. В последнее время (1935) вышла очень интересная для нас работа известного бельгийского малаколога Paul Pelseneer под названием «Essai d'étiologie zoologique d'après l'étude des Mollusques». В этой работе приводятся данные по весу тела как с раковиной, так и без раковины. Остановимся на некоторых моментах работы Пельзенера. Интересен устанавливаемый автором факт, что, несмотря на два типа дыхания—наземный и водный,—отношение поверхности органов дыхания не претерпевает значительных изменений: у человека составляет 6,9%, у млекопитающих от 2 до 5%, у рептилий от 12% и выше (жабры и легкие) к весу тела; у всех моллюсков будет с незначительными вариациями одинаково.

Для Lamellibranchia это отношение в среднем равно 9 см^2 на 1 г тела. У Cephalopoda 9,7 см^2, у Gastropoda (Helix pomatia) 8,3 см^2 на 1 г тела.

В среднем, как указывает автор, для моллюсков можно считать 9 см^2 дыхательной поверхности на 1 г тела.

Если возьмем человека, то увидим, что на 1 г тела приходится 10,9 см^2 альвеолярной поверхности.

Что касается количества жидкости, омывающей за сутки жабры, то объем ее у двустворчатых (по Пельзенеру) по отношению к объему тела довольно велик: у Ostrea edulis в сутки проходит до 18 л; у Mytilus edulis в 1 час проходит 1,08 л, за сутки это составит стократный объем тела. Для сравнения можно взять губок—у них за сутки через тело проходит пятнадцатикратное количество воды по отношению к объему тела.

По количеству крови Пельзенер приводит следующие данные: у Pecten maximus (без раковины) кровь составляет $^1/_7$ веса тела; у Anodonata—от $^1/_{1,69}$ до $^1/_{2,58}$ веса тела, у Cephalopoda—ее более $^1/_{20}$ веса тела. Если мы рассмотрим относительный вес всей мускулатуры тела к весу тела, то окажется, что у моллюсков она в общей

сложности составляет в среднем половину основного веса тела (без раковины): у Amphineura—это отношение—0,54 : 1; у Gastropoda: Patella vulgata 0,514 : 1; Trochus sp. 0,45 : 1; Littorina litturata 0,31 : 1; Nassa reticulata 0,43 : 1; Purpura lapillus 0,35 : 1; у Lamellibranchia: Tapes pullaster 0,55 : 1; Cardium echinatum 0,48 : 1 до 0,11 : 1; Pholas canadida 0,515 : 1.

Для соотношения веса раковины и тела Пельзенер дает следующие данные:

Название вида	Отношение веса раковины к весу тела	Вес раковины в г	Вес тела без раковины в г
Amphineura			
Chiton cynereus	0,71	1	1,66
Opalia muscosa	0,451		
Acanthochiton prosus	0,42	3,5	11,2
Jschnochiton cooperi	0,42		
Cathorina tunicata	0,21		
Chitonellus larvatorm.	0,48	1	2
Criptochiton stelleri	0,091		
Gastropoda			
Acmaca scorba	1,22		
Haliates tuberculata	0,39		
Lacuna divaricata	1,25	0,222	0,175
Purpura lapillus	4,83	6,61	1,38
Helix pomatia	1,1	10	9
Helix aspera	0,5	2,5	5
Limnea stagnalis	0,25		
Lamellibranchia			
Пресноводные			
Anodonta	0,25		
Unio pectorus	0,96		
Unio margaritifera	1	85,2	85,3
Морские			
Mytilus edulis	3,3		
Mytilus crassitesta	3		
Modiola barbata	5		
Pecten maximus	1,35	115	85
Pecten varius	2,8		
Pecten yessoensis	1,3		
Ostrea edulis	10,8	132	12,2
Ostrea virginia	7,5		от 4,5 до 9,8
Mactra subtrunculus	3		
Mactra stultorum	1,78	7,12	4
Tallina baltica	3,9	4,5	1,0325
Tapes tillipinaris	1,25		
Tapes Pullaster	1,9	3,735	1,335
Cardium echinatum	2,65	41,35	15,6
Tridacna gigas	400	600 кг	15 кг
Pholas candida	1,05	1,68	1,50
Cephalopoda:			
Loligo vulgaris	0,006		
Sepia oficinalis	0,15		

Отношение гонад к весу тела, по Пельзенеру, таково:

Amphineura: Acanthochiton—$^1/_4$; Gastropoda: Patella vulgata $^1/_{3,75}$ Trochus umbilicalis —$^1/_5$, Lamellaria perspicula —$^1/_{21,6}$, Biccium sp.—$^1/_{32}$ (у самцов это отношение гораздо меньше).

Lamellibranchia: Pecten sp.—$^1/_8$. Cephalopoda: Sepia officinalis—$^1/_{6,5}$.

С усложнением организации животных мы замечаем, что отношение половых органов желез к весу тела уменьшается:

у черепахи	1/20
» крота	1/54
» человека	1/725
» »	1/3100

У моллюсков, как указывает Пельзенер, с ростом нервная система и органы чувств относительно веса тела уменьшаются, тогда как раковина с возрастом относительно тела становится больше. У двустворчатых задний аддуктор также увеличивается с ростом чуть ли не в два раза.

Богатый количественный материал, который собрал в своей работе Pelseneer, представляет, однако, массу отдельных данных, почти не сравнимых и не сопровождаемых какими-либо выводами.

СОБСТВЕННЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Данная работа является результатом взвешивания отдельных органов и всего тела ряда Mollusca из Lamellibranchia, которые являются массовыми формами Севастопольской бухты и близлежащих районов.

Работа производилась летом 1936 г. на Севастопольской биологической станции Академии Наук непосредственно на живых формах. Работы были продолжены в Москве осенью 1936 г. в лаборатории зоологии беспозвоночных Московского государственного университета над Anodonata, добытых из подмосковных озер.

Выбор группы имел то значение, что в морях СССР двустворчатые моллюски составляют основную массу бентоса. Они же являются одним из основных компонентов питания промысловых рыб. Поэтому выяснение весового соотношения отдельных органов двустворчатых моллюсков позволяет уточнить числа биомассы и принимать во внимание наличие в теле моллюсков массивного неорганического скелета-раковины. Кроме того, для выяснения кормового значения отдельных моллюсков необходимы числа, характеризующие соотношения различных органов у различных форм.

В Севастополе мной были изучены следующие Lamellibranchia: Donax juliana, Mytilus galloprovincialis, Cardium edule, Venus gallina, Pecten ponticus, Ostrea taurica, Tapes rugatus, Syndesmya ovata, Modiola adriatica.

Приведенные выше виды были взяты мной по 5 экземпляров каждый, средние весовые величины которых приведены в следующих таблицах.

Вид	В % к общему весу тела	В % к весу тела без раковины
1. Mytilus galloprovincialis		
Мантийная жидкость[1]	21,65	—
Раковины	38,8	—
Лигаментум	0,2	0,5
Аддукторы	0,7	1,75
Мантия	2	5
Жабры	2,2	5,5
Биссус	0,26	0,62
Губные щупики	0,17	0,425
Гонады	3,4	8,5
Печень	0,88	2,2
Нога	0,26	0,65

Вид	В % к общему весу тела	В % к весу тела без раковины
2. Pecten ponticus		
Мантийная жидкость	8,5 (6—10)[1]	
Раковина	58 (48—67)[2]	
Лигаментум	0,085	0,255
Жабры	1,8	5,4
Мантия	3,22	9,66
Аддукторы	4,4	12
Нога	0,235	0,705
Половая железа	1,8	5,4

[1] Процентное отношение мантийной жидкости дает индивидуальное колебание в пределах от 16 до 27%, для раковины эти колебания 35—44%.

[2] Процентное отношение индивидуальных колебаний

Вид	В % к общему весу тела	В % к весу тела без раковины
3. Cardium edule		
Мантийная жидкость	14,7	
Раковина	50,27(49—52,9)	
Мантия	0,87	2,48
Сифоны	0,45	1,28
Аддукторы	0,6	1,71
Жабры	1	2,85
Губные щупики	0,12	0,34
Печень	2,8	7,98
Нога	1,34	3,82
4. Ostrea «taurica»		
Мантийная жидкость	6,52	
Раковина	76,6(68—82)	
Лигаментум	0,075	0,45
Аддукторы	1,06	6,36
Мантия	0,5	3
Жабры	0,87	5,22
Печень	0,52	3,12
5. Syndesmya ovata		
Мантийная жидкость	30,6(22 7—41)	
Раковина	33,8(29,5—37,21)	
6. Donax juliana		
Мантийная жидкость	18(5—31)	
Раковина	45,5(31—60)	
Сифоны	0,73	2
Мантия	1,48	24,03
Аддукторы	0,49	
Жабры	0,49	
Нога	1,71	4,68
Печень	0,49	

Вид	В % к общему весу тела	В % к весу тела без раковины
7. Venus gallina		
Мантийная жидкость	6,43	
Раковина	64,15	
Аддукторы	1,63	5,52
Мантия	1,52	5,15
Жабры	1,32	4,4
Нога	1,52	5,15
Печень	0,87	2,93
8. Modiola adriatica		
Мантийная жидкость	13.8	
Раковина	44,4	
9. Tapes rugatus		
Мантийная жидкость	12,7	
Раковина	59,5	
10. Anodonta		
Мантийная жидкость	41	
Раковина	21.72	
Лигаментум	0.11	0.3
Аддукторы	0.82	2.21
Ротовые щупики	0.305	0,82
Нога	0.68	1.83
Жабры	2,61	7,05
Почка	0,5	1,35
Мантия	3.9	10,53
Печень	1,33	3.59
Половая железа	1,73	4,67

Одна из Anodonta, которую я вскрыл, оказалась половозрелой (21.XI.1936 г.). Большое количество глохидий, которые наполняли жабры с внутренней стороны, буквально раздули последние и достаточно было малейшего прикосновения, чтобы жабры рвались. Когда я их осторожно отпрепарировал и взвесил, оказалось, что они к общему весу составляют 5,61%, а к весу тела без раковины— 12,9%. Очевидно, одни глохидии составляют 5,85% по отношению к весу тела без раковины.

ВЕСОВАЯ ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ ОТДЕЛЬНЫМИ ОРГАНАМИ

Если полученный для раковины мантийной жидкости и тела (без раковины) числовой материал изобразить в виде диаграммы, взяв только их средние процентные веса, то будет видно, что между этими компонентами имеется зависимость (рис. 1).

Диаграмма показывает, что при увеличении веса раковины увеличивается объем мантийной полости и более или менее и вес мягких частей тела.

Отдельные формы расположены в порядке убывания веса раковины.

Сравнение наших данных с данными для других морей указывает, что черноморские моллюски имеют более легкую раковину, чем моллюски полносоленых морей. Если взять среднее цифровое отношение веса раковин к весу всего тела без раковины, то оно равно применительно к черноморским формам 1,8 с колебанием от 4,5 до 0,95. Если взять все данные, приведенные у Pelseneer для морских двустворчатых, мы получим соответственно величину 3,5 (от 10,8 до 1,25).

Для отдельных родов можно видеть то же самое.

Род	Черное море	Другие моря
Ostrea	O. taurica—4,5	O. edulis—10,8 O. virginica—7,5 M. edulis—3,3
Mytilis	M. gallopr.—0,97	M. crassitesta—3
Pecten	P. ponticus—1,7	P. maximus—1,35 P. varius—2,8 P. yessochsis—1,3
Cardium	C. edule—1,47	C. echinatum—2,65
Moliola	M. adriatica—0,07	M. barbata—5

На рис. 2 дана диаграмма корреляционной зависимости между объемом мантийной полости и весом раковины. Для морских моллюсков мы получаем очень показательный ход кривой гиперболического характера. При значительном увеличении относительного веса раковины замедляется уменьшение мантийной полости. При малых показателях веса раковины объем мантийной полости относительно гораздо выше. Несколько в стороне находится точка, соответствующая Cardium. Известно, что для пресноводных моллюсков относительный вес раковины значительно меньше, чем для морских. Если бы мы могли располагать большим количеством данных для веса раковины у морских, солоноводных и пресноводных форм, зависимость убывания веса раковины с переходом в пресную воду была бы яснее. Какова же зависимость между весом тела и раковиной? Отложим по оси абсцисс средний вес раковины, а по оси ординат — средние веса тела без раковины (взяты только морские формы). На полученном таким образом графике (рис. 3) можно видеть зависимость, обратную той, которую мы видели на предыдущем графике.

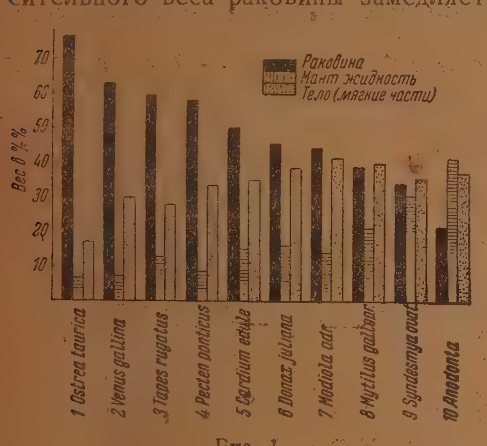


Рис. 1

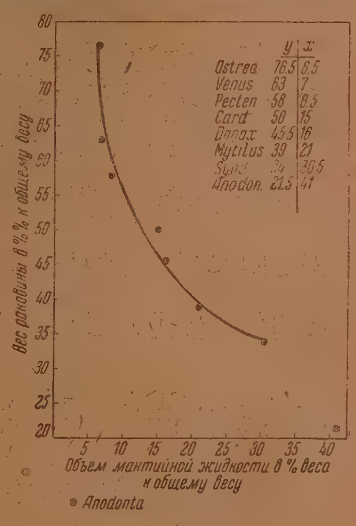


Рис. 2

С увеличением веса раковины относительный вес тела (без раковины) уменьшается, причем быстрее в правой части графика, у моллюсков с тяжелой раковиной.

У черноморских форм раковина+мантийная жидкость колеблется в пределах от 58,5 до 83% к общему весу; колебание веса раковины приурочено от 34 до 76,5%, тогда как остальное тело дает от 41,5 до 17%. Эти данные могут представлять и практический интерес. До сегодняшнего дня при определении биомассы бентоса наших водоемов, где Mollusca, в частности Lamellibranchia, играют решающую роль, берется суммарный вес тела с раковиной и мантийной жидкостью. Совершенно очевидно, что раковина и мантийная жидкость должны быть исключены из расчетов при определении биомассы бентоса, особенно при учете его значения как кормовых запасов. Представляется необходимым иметь для Mollusca поправочный коэфициент, который даст возможность получать биомассу бентоса без включения веса раковины и мантийной жидкости, составляющих обычно больше половины веса тела. Для черноморских форм, с которыми я имел дело, поправочный коэфициент будет равен 0,342 (здесь я умышленно не включил в общий коэфициент Ostrea taurica). По отдельности применительно к каждому виду поправочные коэфициенты будут следующие:

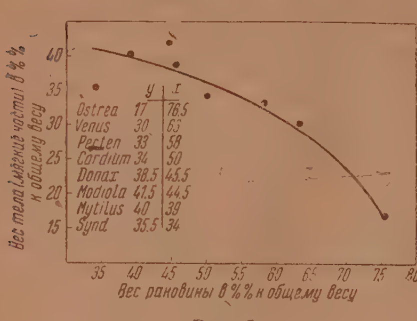


Рис. 3

Вид	Поправочный коэфициент
Ostrea taurica	0,17
Venus gallina	0,3
Tapes rugatus	0,285
Pecten ponticus	0,33
Cardium edule	0,34
Donax juliana	0,385
Modiola adriatica	0,415
Mytilus galloprovincialis	0,4
Syndesmya ovata	0,35
Anodonta	0,375

Перейдем к рассмотрению других органов. Если мы будем рассматривать весовое отношение аддукторов к раковине, то не заметим той зависимости, которая имеется между мантийной жидкостью и раковиной и между раковиной и телом. Масса аддуктора определяется только частично весом раковины, главным же образом массу закрывающего мускула определяют биологические особенности моллюска. В зависимости от активности животного сильно или слабо развит закрывающий створки мускул. Для пояснения возьмем две формы: Mytilus galloprovincialis и Pecten ponticus. Вполне понятно, что у животного, которое проводит всю свою жизнь в прикрепленном состоянии к скалам или камням, мускул нужен только, чтобы прикрыть створки, тогда как у Pecten мускул (аддуктор) служит для передвижения реактивным способом (для чего требуется быстрое захлопывание створок). Отсюда ясно, что образ жизни существенно влияет на развитие аддуктора и прямой зависимости между его массой и весом раковины нет. В этом можно убедиться на представленном графике (рис. 4).

Для большей наглядности я привожу следующую таблицу.

Вид	В % к общему весу	В % к весу тела без раковины
P. ponticus	4	12
O. taurica	1,6	6,36
V. gallina	1,63	5,52
Anodonta	0,82	2,21
M. galloprovincialis	0,7	1,75
C. edule	0,6	1,71

Развитие ноги, как и аддуктора, тоже зависит от биологических особенностей животного. Совершенно бесспорен факт, что формы M. galloprovincialis, P. ponticus в силу биологических особенностей имеют рудиментарную ногу. Ее масса по отношению к массе ноги ползущей Anodonta, если взять последнюю как особь с нормально развитой ногой, будет в несколько раз меньше, тогда как роющие формы, как D. julina, V. gallina, имеют сильно развитую ногу и ее масса гораздо выше, чем масса ноги у Anodonta, выраженная в процентных отношениях к весу тела. Чтобы убедиться в этом, я приведу следующую таблицу и график (рис. 5).

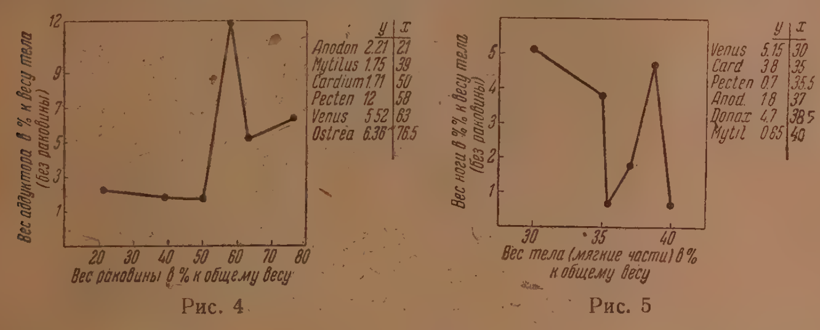


Рис. 4

Рис. 5

Степень развитости	Вид	Вес ноги в % к весу тела без раковины	Вес тела в % (без раковины) к общему весу
	V. gallina	5,15	30
Сильно	D. juliana	4,68	38,5
развита	C. edule	3,82	35
Нормально	Anodonta	1,83	37
Рудимент	P. ponticus	0,7	35,5
	M. galloprovincialis	0,65	40

ЛИТЕРАТУРА

1. Paul Pelseneer, Essai d'étiologie zoologique d'aprés l'étude des Mollusques.— Académie Royale de Belgique. Publications de la Fondation Agathon de Potter.—2. Julian S. Huxley, Problems of relative Growth.—3. Сборник работ под ред. С. Я. Капланского, М. С. Мицкевича, И. И. Шмальгаузена «Рост животных». Биомедгиз, 1935.—4. H. Donaldson, The Rat.

SOME DATA ON THE WEIGHT RELATIONSHIP OF ORGANS IN THE BLACK-SEA LAMELLIBRANCHIA

by G. A. Aphanasiev

Summary

On the ground of the data obtained by the writer with respect to bivalve molluscs, the following conclusions may be drawn:

1. With increase of the weight of the shell and of the body without the shell, the weight of the mantle fluid is seen to decrease, i. e. there exists an inverse proportionality between them.

2. In the Black-Sea Lamellibranchiata, the weight of the shell and that of the fluid (combined) constitute from 58% to 83%, while that of the soft parts attains 41,5% to 17%.

3. The weight of the adductor and foot does not depend in the main upon the weight of the shell, as it might appear at the first glance, but upon the animal's habits (attached species, burrowing species and so like).

4. The relative weight of the shell of the Black-Sea molluscs is found to be considerably less than that of the same forms from the Mediterranean sea and Atlantic Ocean.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 4

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ДЫХАНИЕ РЫБ

В. С. Ивлев

Из физиологической лаборатории Всесоюзного научно-исследовательского института прудового рыбного хозяйства

Настоящая работа делится на две основные темы, в значительной степени определяемые практическими запросами рыбного хозяйства:

1. Установление летальных концентраций кислорода и углекислоты.
2. Газообмен.

Оба раздела осуществлены в температурном интервале от 0 до 50°.

Главное внимание было обращено в этой работе на то, чтобы охватить весь температурный диапазон, с которым рыбе приходится сталкиваться в естественных условиях. Обычно в подобных исследованиях отсутствуют низкие температуры, в естественной жизни рыбы имеющие важное значение. Мы постарались эту сторону осветить особенно полно.

МЕТОДИКА

Подопытным материалом для нашей работы служили сеголетки зеркального карпа, весившие от 30 до 40 г.

Пользование сеголетками такого размера определялось тем обстоятельством, что у более мелких трудно получить порцию крови, необходимую для определения в ней кислоты и углекислоты.

Особое внимание обратили мы на однородность материала, подбирая его на основании характера чешуйного покрова.

Респирационный аппарат был сконструирован по Кроглу с изменениями для получения максимально доверенных цифр, особенно для температур, приближающихся к 0°. На рис. 1 дана схема нашего аппарата. Масштаб в разных деталях не всегда один и тот же.

Резервуарами воды служат 2 бака *a* и *b* емкостью по 25—27 л каждый. На дно бака *a* опущен газовый распылитель, соединенный с воздуходувным насосом, приводимым в действие электромотором, и бомбой с углекислотой[1]. Комбинируя действие насоса и бомбы, можно было получить желаемое соотношение O_2 и CO_2 в воде бака *a*. В баке *b* находилась электрическая грелка, при помощи которой вода в нем подвергалась кипячению для освобождения от растворенных газов. Оба бака наполнялись непосредственно из водопровода. Вода в баках была залита слоем парафинового масла в 3—4 см толщиной, не являющимся идеальным газовым изолятором, но удовлетворявшим наши требования. При действии прибора уровень воды в баках падает, изменяя тем самым скорость течения воды в аппарате. Чтобы сделать ее постоянной, устроены дополнительные уровни *c*. Вода из баков попадает в цилиндры и дальше идет через

[1] Углекислота очищалась при помощи нескольких склянок Дрекселя, на рисунке не изображенных.

сифоны. Постоянство уровней обеспечивается некоторым избытком поступающей воды, который через отводные трубки стекает в воронки *d*. Передвигая цилиндры *c* на штативе, можно регулировать скорость вытекания воды из обоих баков. Второй регулятор *e*, куда затем попадает вода, представляет систему из 8 капилляров разного диаметра (2 набора по 4 капилляра с различными просветами в каждом).

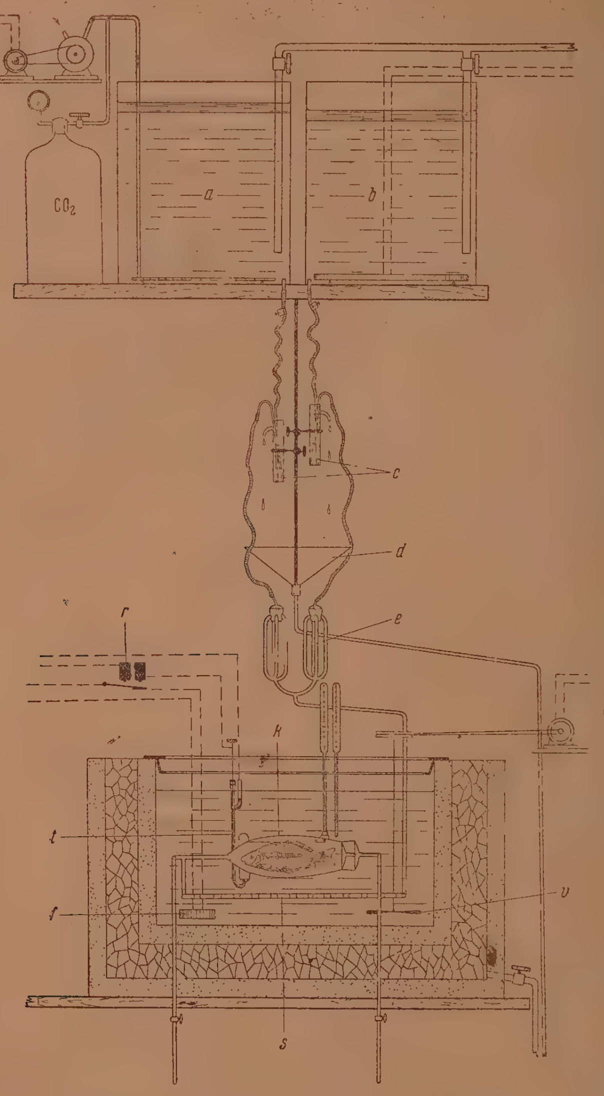


Рис. 1. Схема респирационного аппарата

Поворачивая кран, через который поступает вода, можно изменить по желанию скорость ее течения. Далее, в том же регуляторе вода из обоих баков смешивается. Имея в баке *a* данное соотношение растворенных газов, а в баке *b* воду, лишенную их, мы в результате соответствующего смешения могли получить воду с желаемым содержанием O_2 и CO_2.

Из регулятора *e* вода поступала в зигзагообразно согнутую трубку *s*, где она принимала соответствующую температуру, и затем

в дыхательную камеру k с подопытной рыбой. При помощи двух отводных трубок можно было отбирать пробы воды и до того, как она попала в камеру, и после. Разница газового состава в этих образцах давала представление о величине газообмена при данной температуре. Постоянство необходимой температуры доставалось при помощи термостата, наполненного водой. Между двумя изоляционными стенками его набивался лед с солью, в воду же была помещена электрическая грелка f, соединенная с терморегулятором t и реле r. Для равномерности температуры во всех местах термостата вода в нем перемешивалась электрической мешалкой v.

Несмотря на простоту такой конструкции, прибор отвечал нашим требованиям, давая в течение 10—12 часов равномерный ток воды с необходимым содержанием O_2 и CO_2 при желаемой температуре. Для некоторых опытов оказалось возможным включить параллельно три дыхательных камеры, что значительно ускоряло работу.

Пробы воды отбирались через отводные трубки; для определения O_2 мы пользовались пикнометрами на 25 см³; для определения CO_2— высокими, узкими цилиндрами на 50 см³. Кислород определялся по методу Винклера. Пикнометры калибровались ртутью. Гипосульфит, применяемый для титрования, имел концентрацию 1/200 N.

Определение углекислоты производилось по методу Tillmans Haiblein, несколько видоизмененному Winkler (30) и Kolthoff (14). Точность метода при соблюдении соответствующих условий равна 0,1—0,2 мг на литр.

Кровь для определения газов бралась из сердца карпа при помощи стеклянного капилляра. Это обстоятельство несколько снижает ценность публикуемых данных, но получить у сеголетка порцию артериальной крови, достаточную для анализа, абсолютно невозможно. Самое определение газов крови производилось в большом аппарате Van Slyke (27). Количество крови, отбираемое для анализа, во всех случаях равнялось 0,2 см³, поэтому рыбы не позднее чем за 12—15 часов до начала опыта помещались примерно в те же температурные условия, в которых должен был протекать эксперимент.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Как отмечено выше, первая часть наших опытов была проведена с целью определения предельных концентраций O_2 и CO_2, при которых возможна жизнь карпа.

Для этой цели было проделано две серии опытов.

1. Отмечалось время выживаемости при различных концентрациях O_2. Содержание CO_2 в отдельных опытах колебалось от 6,1 до 7,4 мг/л.

2. То же, при различных концентрациях CO_2. Содержание кислорода колебалось в пределах 8,8—9,1 мг/л.

Обе серии проведены при температуре 18°. Содержание бикарбонатов 43,7—46,2 мг/л. За момент смерти и в этих опытах, и во всех последующих принималось прекращение дыхательных движений.

Результаты опытов даны на рис. 2[1], причем для более рельефной картины отрицательного действия дефицита O_2 на ординате графика отложены не непосредственно полученные цифры содержания кислорода в момент смерти, а их обратные величины.

---

[1] Все таблицы опытных данных, на которых основаны выводы данной работы, не могли быть опубликованы здесь вследствие их большого объема. Они хранятся в отделе рукописей библиотеки НИИЗ МГУ и могут быть там использованы всеми желающими.

Как следует из этих данных, с уменьшением содержания O_2 и увеличением CO_2 сокращается время выживаемости, пока не достигнута пороговая концентрация, за пределами которой рыба не погибает вообще. Такими концентрациями при 18° будут: для O_2 1,1—1,2 мг/л и для CO_2 — около 100 мг/л.

Приведенные цифры свидетельствуют о том, что увеличение срока выживаемости не сдвигает эту пороговую концентрацию. Этот факт существенен для установления максимальной продолжительности опыта в последующих экспериментах. Как видно (рис. 2), кривые, начиная с 2—3 часов, выпрямляются и идут параллельно абсциссе. Концентрации O_2 и CO_2, соответствующие этим выпрямленным линиям, и будут предельными величинами их при данных условиях.

Для большей достоверности мы остановились на 4-часовом сроке всех последующих опытов. Если рыба погибала раньше, мы считали, что в этом случае предельная концентрация могла быть иная, и полученные результаты в расчет не принимали.

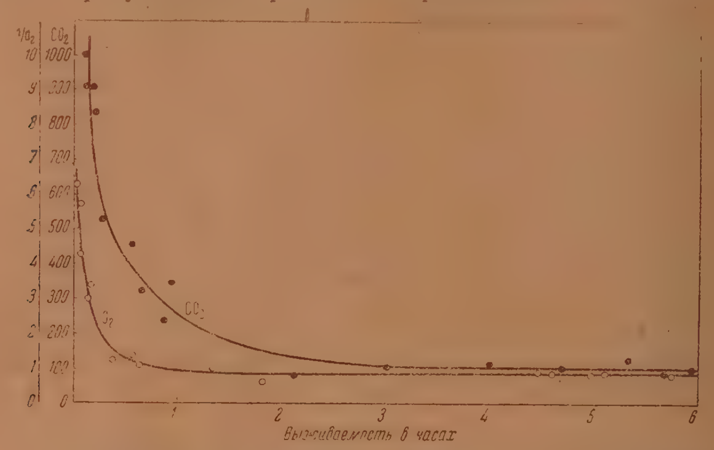


Рис. 2. Зависимость времени выживаемости карпа от концентраций кислорода и углекислоты. Абсцисса — выживаемость в часах, ордината—концентрация CO_2 в мг/л и обратная величина концентрации CO_2 в мг/л

Кроме того, результаты этих серий опытов могут быть использованы для выяснения характера действия избытка углекислоты и дефицита кислорода.

Как известно, кривые ядовитости, к которым приближаются кривые, полученные нами, выражаются уравнением Оствальда:

$$Y = \frac{k}{(x - n)} m,$$

где y — время выживаемости, x — абсолютная концентрация, n — пороговая концентрация, k, m — константы.

При логарифмировании формула приобретает следующий вид: $\lg y = \lg k - m \lg (x - n)$, графически выражающийся прямой линией [Clark (4)].

Проделав соответствующие вычисления и нанеся полученные цифры на график (рис. 3), мы видим, что данные отдельных опытов удовлетворительно располагаются по прямой.

Можно поэтому утверждать, что характер разбираемых нами явлений следует закономерностям, установленным для процессов отравления.

Переходим к изложению данных по летальным концентрациям O_2 и CO_2.

Первая серия из 36 опытов посвящена определению летальных количеств кислорода при разных температурах. Концентрация растворенной углекислоты колебалась от 3,06 до 14,25 мг/л, но не вы-

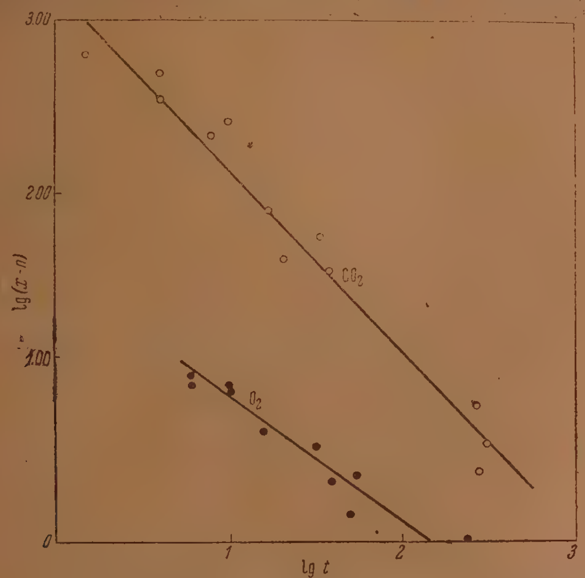


Рис. 3. Кривые (рис. 2), выравненные по уравнению Оствальда

ходила за пределы 2,85—3,39 ртутного столба. Количество бикарбонатов было почти постоянным (46,4—48,9 мг/л).

Результаты изображены в виде кривой (рис. 4), выражающей изменения величины летальной концентрации кислорода в зависи-

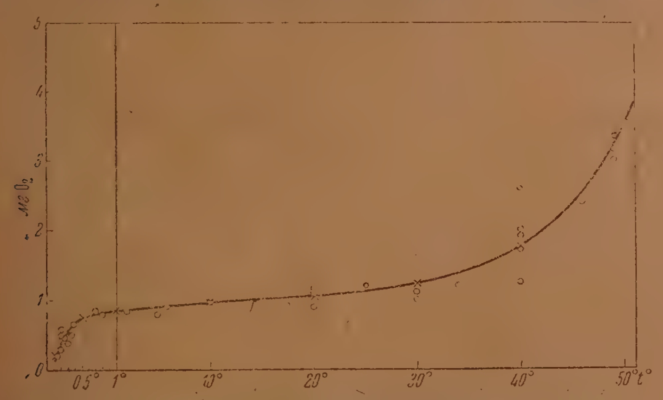


Рис. 4. Изменение летальной концентрации кислорода, выраженной в мг/л, под влиянием температуры

мости от температуры. Как видно, в пределах от 0,7—0,8 до 25—30° температура оказывает очень малое влияние на величину предельного содержания O_2, колеблющегося около 1 мг/л.

При повышении температуры кривая плавно поднимается, что, повидимому, объясняется тем, что повышенное потребление кислорода начинает постепенно обгонять скорость окисления гемоглобина.

Еще более резкое действие температура оказывает в пределах 0—0,7°. Здесь, особенно от 0,5° и ниже, каждая десятая градуса заметно снижает критическую величину кислорода. При этих температурах карп находится в состоянии почти полного оцепенения, делая дыхательные движения очень редко.

Общее угнетение всех физиологических процессов позволяет довольствоваться концентрацией кислорода, смертельной при более высоких температурах.

Количественное выражение процесса диффузии O_2 через стенки жабер и окисления гемоглобина определяется не абсолютным содержанием кислорода в воде, а его парциальным давлением. Следовательно, для более точного выявления разбираемой закономерности содержания кислорода следует выражать не в миллиграммах или куб. сантиметрах, а в единицах давления — миллиметрах ртутного столба.

Вместо пересчета всех величин мы ограничились несколькими узловыми точками на кривой (рис. 4), отмеченных крестиками. Пересчет производился по таблицам Fox (9,10), и построена новая кривая (рис. 5), близкая по форме к предыдущей, но дающая более

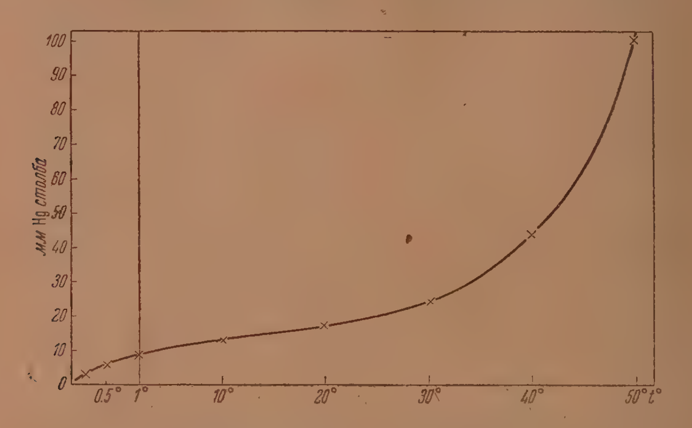


Рис. 5. Предыдущая кривая, но концентрация кислорода выражена в мм ртутного столба

резкое повышение к правой части и значительно менее выраженный перелом при низкой температуре. Кроме того, эта кривая показывает, что летальная концентрация O_2 непрерывно возрастает с повышением температуры, что выражается, если брать растворенный кислород в абсолютных единицах, не так резко вследствие различной растворимости его при разных температурах.

Следующим вопросом является установление содержания кислорода в крови в момент смерти рыбы от асфиксии. Полученные данные приведены на рис. 6.

Как видно, при температурах ниже 1° количество O_2 в крови, выраженное в процентах, тем меньше, чем ниже температура. Выше 1° температура влияния не оказывает и смерть карпа от недостатка кислорода наступает при одинаковом его содержании в крови.

Серия аналогичных опытов была поставлена для определения критических концентраций свободной углекислоты при различных температурах.

Содержание бикарбонатов в этом случае колебалось в пределах 22,3—26,8 мг/л, содержание кислорода—12,4—5,8 мг/л (124—137 мм ртутного столба).

Как следует из полученных данных, при повышении температуры критическая концентрация CO_2 сперва быстро возрастает (рис. 7), а затем около 1° наступает перелом, после которого кривая идет вниз.

Эта трудно объяснимая закономерность проясняется, если содержание растворенной углекислоты выразить в величинах парциального давления.

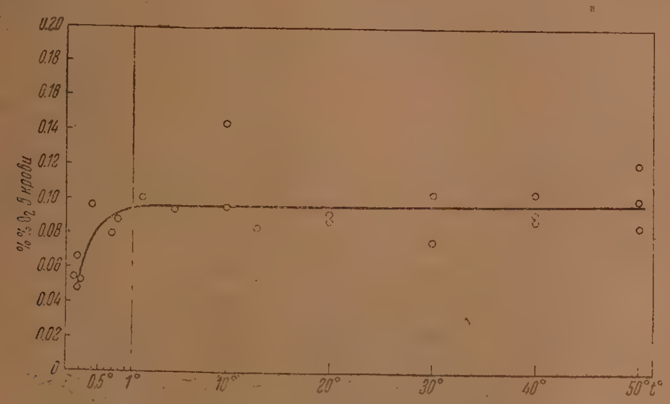


Рис. 6. Влияние температуры на содержание CO_2 в крови карпа в момент смерти

Вычисляя это давление на основании Fox (9, 10) и Bohr и. Bock (по Chemiker Kalender на 1935 г.), получаем кривую (рис. 8), из которой следует, что вторичное понижение критических концентраций есть результат изменения растворимости CO_2 при различных

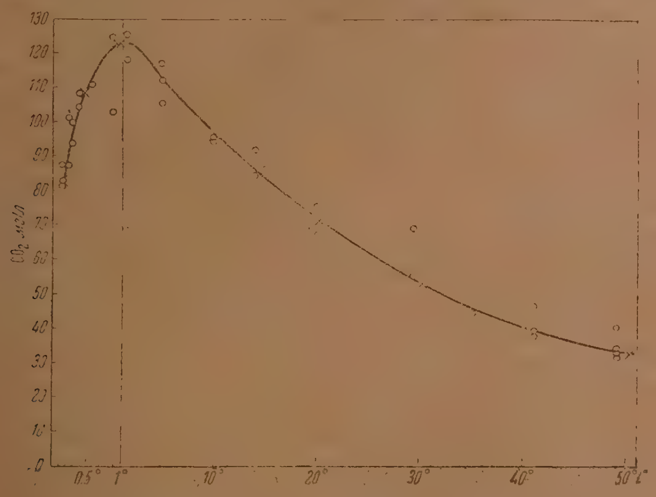


Рис. 7. Изменение летальной концентрации углекислоты, выраженной в мг/л, под влиянием температуры

температурах и непостоянства коэфициента адсорбции. При выражении количества растворенной углекислоты в миллиметрах ртутного столба оказывается, что сперва (начиная от низких температур) критическая концентрация постепенно повышается, затем достигает определенного уровня и дальнейшее повышение температуры на нее не влияет.

При низких температурах в связи с общим угнетением и ослаблением организма летальные результаты дает такая концентрация CO_2, которая при более высокой температуре переносится без заметного вреда. Это обстоятельство указывает на принципиальную разницу отрицательного действия дефицита O_2 и избытка CO_2.

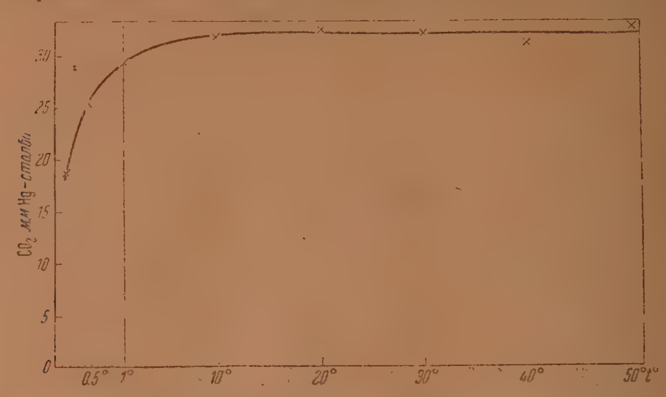


Рис. 8. Предыдущая кривая, но концентрация углекислоты выражена в мм ртутного столба

Содержание углекислоты в крови в момент смерти от избытка CO_2 в воде при всех температурах весьма постоянно, колеблясь в пределах от 30,09 до 39,97%. До сих пор мы рассматривали отрицательные действия одного из факторов при постоянной, более или

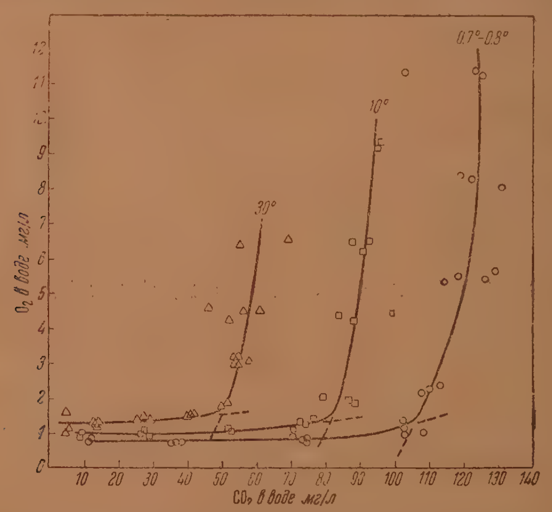


Рис. 9. Летальные концентрации кислорода и углекислоты при их комбинированном действии

менее нормальной величине другого. В природе же обычно оба фактора изменяются одновременно и можно было ожидать, что такое комбинированное действие значительно отличается от случаев, рассмотренных выше.

Трудность оперирования с тремя изменяющимися величинами — O_2, CO_2 и температура — заставила ограничиться лишь температурными уровнями: 0,7—0,8°, 10 и 30°. Все цифры приведены в таблицах, причем в первом случае при постоянной концентрации в каждом

отдельном опыте CO_2 находилось критическое содержание кислорода, во втором же, наоборот, при постоянной концентрации O_2 определялось предельное содержание растворенной углекислоты. Содержание бикарбонатов колебалось в пределах 38,9—44,1 мг/л.

На основании полученных данных построен график (рис. 9), где каждая кривая с переломом дает предельные концентрации O_2 и CO_2 при их одновременном действии, а весь график в целом — изменение этой взаимозависимости от температуры.

Прежде всего бросается в глаза, что каждая кривая имеет более или менее разный перелом. Этот перелом соответствует переходу летального действия от одного фактора к другому. Например, при 10° увеличении содержания в воде CO_2 постепенно поднимает предельную величину кислорода до 1,3 мг/л (приблизительно). Дальнейшее увеличение концентрации углекислоты приводит к тому, что решающим фактором становится CO_2, а содержание кислорода лишь изменяет эту величину.

Следует отметить, что изменение летального содержания кислорода при различных концентрациях CO_2 меньше выражено, чем обратная зависимость. Это положение особенно наглядно при температуре 0,7—0,8°.

Изменения рассматриваемой взаимозависимости O_2 и CO_2 от температуры сводятся в основном к следующим моментам.

1. Чем ниже температура, тем перелом менее ярко выражен.

2. С повышением температуры точка перелома сдвигается вверх и влево, т. е. перелом совершается при более высоком содержании кислорода и более низкой концентрации CO_2.

3. Последней закономерности следует и вся система: повышение температуры ведет к перемещению данной пары кривых вверх и влево.

Попытка разобраться в механизме изучаемого явления наталкивается, с одной стороны, на недостаточность имеющегося в нашем распоряжении экспериментального материала и на незначительную пестроту литературных данных — с другой.

Наиболее существенным моментом является здесь количественное определение взаимоотношений между растворенными газами в окружающей среде и крови рыб, а также изучение факторов, влияющих на это равновесие.

Наши данные, как уже отмечалось выше, позволяют установить следующие закономерности.

1. От 0 до 1° содержание O_2 в крови рыбы в момент смерти тем выше, чем выше содержание его в воде. Выше 1° смерть наступает при равных количествах O_2 в крови.

2. Содержание CO_2 в крови в момент смерти не находится в связи с содержанием ее в воде.

Значительные индивидуальные колебания при работе с кровью карпа и общая нечеткость наших материалов в значительной степени объясняются тем, что мы для определения содержания газов пользовались венозной кровью. Эти же причины до некоторой степени обесценивают и данные других авторов. В наиболее обстоятельной работе по дыханию рыб, вышедшей за последнее время, Rowers (17), автор, также отмечает этот недостаток. Он приходит к следующим выводам.

1. Объемный процент кислорода в венозной крови рыб возрастает с увеличением давления O_2 в воде и обратно. Давление CO_2 в воде оказывает малое влияние на эту зависимость или не оказывает его совсем.

2. Объемный процент CO_2 в венозной крови рыб возрастает с увеличением O_2 и с увеличением CO_2 (и обратно).

Относительно последней закономерности, установленной на крови «голубой кошки» (Ictaluras punctatus), Rowers замечает, что у карпа она выражена менее отчетливо. Это до некоторой степени объясняет отсутствие подтверждения ее в наших данных.

Наоборот, тенденцию увеличения процента CO_2 в крови в связи с возрастанием концентрации углекислоты в воде, также не наблюдаемую на нашем материале,

Rowers рассматривает как наиболее характерную для карпа. Можно предположить, что это расхождение объясняется тем, что мы измеряли содержание газов в крови в момент смерти рыбы, т. е. в момент, когда в организме происходит глубокое нарушение нормального функционирования большинства систем.

Не подтверждается у нас и еще одно заключение Rowers, что увеличение содержания O_2 в крови в связи с повышением его концентрации в воде у карпа не имеет места или выражено очень слабо. В наших данных эта зависимость вполне очевидна.

Наиболее ясные ответы должны бы быть получены при работе с кровью in vitro при уравновешивании крови с определенной газовой смесью в тонометре. К сожалению, все попытки оперировать с кровью карпа были неудачны, так как кровь очень быстро изменяется, приобретает темный, вишневый оттенок и для работы становится непригодной. Та же неудача постигла и Rowers при его экспериментах с кровью карпа; поэтому нам приходится базироваться только на данных других исследователей.

Наиболее характерными признаками, отличающими кровь рыб от крови других позвоночных, является, во-первых, неодинаковое отношение к кислороду у разных видов и, во-вторых, способность поглощать CO_2 больше, чем это можно ожидать, исходя из количества гемоглобина. Krogh и Zeitch (15) показали, что кровь пресноводных рыб способна присоединять и транспортировать кислород при значительно более низком напряжении его в воде, чем кровь морских форм. Это неравенство является известной биологической приспособленностью, так как пресноводным рыбам (карп, угорь, щука) приходится сталкиваться с более низким содержанием кислорода, чем морским (треска, палтус и др.). Исключением является форель, по свойствам крови приближающаяся к морским формам.

Southworth и Redfield (4), а затем Scott (22) нашли, что способность крови рыб поглощать повышенное количество CO_2 объясняется необычайно большим содержанием бикарбонатов по отношению к гемоглобину, удерживаемых кровью.

Форма кривой диссоциации кислорода у разных видов рыб неодинаковы. Wastl (28) указывает, что кривая диссоциации O_2 у карпа не имеет типичной S-образной формы.

Чрезвычайно существенным является для нас вопрос о влиянии температуры на отношение крови к кислороду и углекислоте. Правда, Brown и Hill (3) для крови млекопитающих нашли, что кривая диссоциации O_2 не изменяется от температуры, но для распространения этого вывода на кровь рыб у нас нет никаких оснований, тем более что по отношению к другим факторам эта кровь ведет себя не так, как кровь других позвоночных. Например, известно [Barcroft (2), Ferry и Green (8)], что кривая диссоциации O_2 не зависит от давления углекислоты. Иную картину мы наблюдаем у рыб. Этот вопрос представляет особый интерес для выяснения механизма отрицательного действия CO_2 и на нем мы остановимся несколько подробнее. Powers (l. c.) говорит, что кривая диссоциации для крови рыбы подобна кривым диссоциации для крови других позвоночных, но если уравновесить парциальным давлением CO_2, большим, чем норма, то она частично утрачивает способность переносить кислород и углекислоту. Две кривые диссоциации O_2 «желтой кошки» (Leptops olivaris), уравновешенные одна при 0,03% CO_2, другая—при 2%, отличаются одна от другой, так как отличаются кривые двух типов крови, имеющих различное содержание гемоглобина. Powers рисует следующую картину изменения кислородной емкости крови при постепенном повышении давления CO_2. Сперва идет уменьшение содержания O_2 в крови, а затем, примерно начиная с 0,35% CO_2 количество кислорода увеличивается, но скоро опять уменьшается. Первая депрессия, повидимому, связана с прохождением изоэлектрической точки. Еще Rona и Ilppo (19) показали, что кровь млекопитающих имеет наименьшее сродство с кислородом в изоэлектрической точке. Это сродство возрастает как при увеличении, так и при уменьшении pH.

Вторая депрессия имеет для жизни рыбы большое значение. Ее отличительным признаком является то, что вторичное уменьшение кислородной емкости крови при возвращении к нормальному давлению CO_2 восстанавливается неполностью.

Powers предполагает, что повышенное давление CO_2 ведет к частичному распаду гемоглобина на составные продукты. Root (20), наблюдавший то же самое при работе с кровью морских рыб, называет это явление инактивацией гемоглобина. Auson и Mirsky (1) полностью денатурировали гемоглобин в течение 3 минут при 0° с $N/_{20}$ HCl. При нейтрализации кислоты эквивалентным количеством NaOH емкость гемоглобина возвращалась примерно на 75%. Cole и Boor (5) утверждают, что Auson и Mirsky имели дело не с настоящей денатурацией, но с более неясной реакцией, свойственной гемоглобину. Есть указание [Redfreld и Mason (18)], что кислота инактивирует гемоглобин путем соединения CO_2 с протеином. Эти авторы работали с очищенным гемоглобином и получили довольно четкие результаты. Наконец, Rowers указывает, что эритроциты рыб, сталкиваясь с неблагоприятными условиями, разрушаются внутри кровяных сосудов. Одним из таких отрицательных факторов является вода с содержанием углекислоты большим, чем то, с которым обычно встречается рыба.

Из всех данных следует, что отрицательное действие на рыбу повышенных концентраций углекислоты может быть двоякого рода:

1. Повышенное содержание CO_2 в воде непосредственно приводит к смерти рыбы.

2. Рыба, попавшая на какой-то срок в воду с повышенным содержанием CO_2 и возвратившаяся в нормальные условия, все же до некоторой степени утратила способность полноценно использовать растворенный в воде кислород.

Оба случая не являются результатами чисто экспериментальных условий и весьма часто встречаются в природе.

В заключение настоящего раздела приводим результаты опытов, поставленных с целью выяснить, оказывает ли на критическую концентрацию углекислоты то или иное влияние содержание бикарбонатов. Опыты ставились при температуре 10° и содержании O_2 9,4—8,8 мг/л. Бикарбонатные соли представляли смесь бикарбоната кальция и бикарбоната магния в отношении 5,1 : 1.

Результаты показывают, что критическая концентрация углекислоты возрастает при увеличении содержания бикарбонатов. Известно, что данное содержание свободной углекислоты, растворенной в воде, уравновешивается определенным количеством бикарбонатов. Мы попытались выяснить, не является ли решающим фактором содержание избыточной углекислоты, т. е. разница между действительным содержанием CO_2 и тем ее количеством, которое требуется для уравновешивания бикарбонатов.

Результаты пересчета, произведенного на основании данных Tillmans (26), приведены на рис. 10 (пунктирная кривая). Как видно, концентрация избыточной кислоты мало отличается от общей.

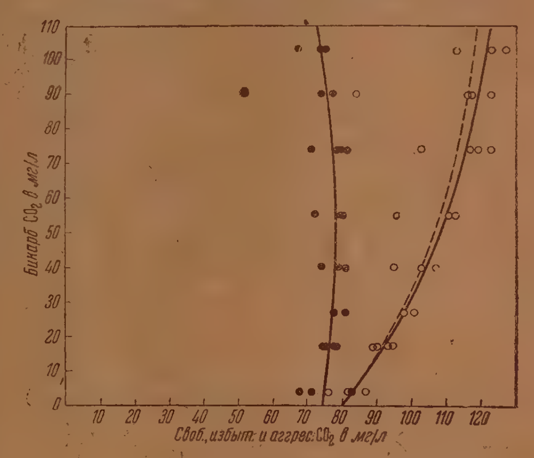


Рис. 10. Зависимость летальных концентраций общей, избыточной и агрессивной CO_2 от содержания в воде бикарбонатов (общая углекислота — светлые кружки, избыточная — пунктирная линия, агрессивная — темные кружки)

Иную картину дает вычисление так называемой агрессивной углекислоты. Известно, что наибольшей химической активностью отличается именно эта часть растворенной CO_2. На основании количеств свободной и связанной[1] углекислоты по способу Lehmann и Renss (16) вычислены концентрации агрессивной CO_2. Оказалось (рис. 10), что смерть рыбы определяется именно содержанием агрессивной углекислоты, которое остается почти постоянным при значительных колебаниях свободной CO_2 и бикарбонатов.

Вторая часть нашей работы посвящена влиянию температуры на размеры газообмена. Определяя содержание кислорода и углекислоты в воде до поступления ее в камеру с рыбой и после, и кроме того, зная количество воды, протекающее за какое-то время, и вес подопытного карпа, нетрудно рассчитать количество поглощенного кислорода и выделенной углекислоты, приведенное к единицам времени и веса.

---

[1] Количество связанной углекислоты равно половине бикарбонатной.

Первые же опыты в этом направлении показали, что помещенный в камеру аппарата карп первое время поглощает большее количество кислорода, чем позднее. Для определения срока, достаточного, чтобы интенсивность дыхания в камере при данной температуре достигла какого-то определенного уровня, были произведены четыре опыта, заключающиеся в том, что карп помещался в камеру и через каждые 20 минут производилось измерение потребляемого кислорода.

Опыты ставились при 20°. Содержание O_2 равнялось 9,40–20,22 мг/л, содержание CO_2 8,32—9,14 мг/л. На основании полученных результатов построены четыре кривых (рис. 11). Цифры выражают количество миллиграммов потребного кислорода в час на 1 кг живого веса карпа.

Как видно, помещаемый в камеру карп или сейчас же, или через несколько минут, вследствие энергичных движений, поглощает кислорода значительно больше нормы. Затем (в 3 случаях из 4) наступает депрессия, и интенсивность дыхания снижается. Еще позднее кривая поглощения O_2 опять слегка поднимается и после этого остается уже на одном уровне. Такое выравнивание происходит примерно через 3 часа после начала опыта, поэтому во всех дальнейших опытах мы производили измерения через четыре часа.

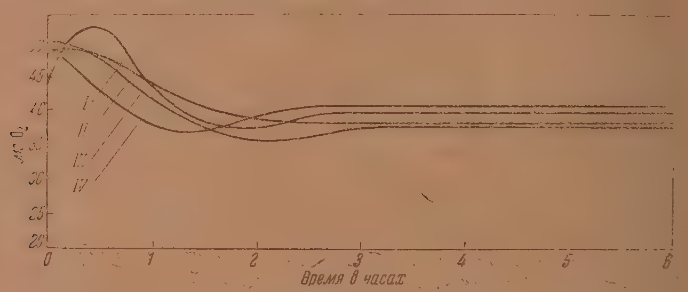


Рис. 11: Количество поглощенного кислорода (в мг/час) в разное время от начала опыта

Основная серия опытов этой части работы состояла из 33 определений величины газообмена при различных температурах. Как правило, для каждого опыта мы пользовались новым карпом.

Содержание O_2 в разных опытах колебалось от 6,0 до 13,3 мг/л, не выходя за пределы 125—133 мм ртутного столба. Содержание свободной CO_2 3,01—12,73 мг/л (2,8—3,3 мм ртутного столба) и количества бикарбонатов 44,6—47.8 мг/л.

Верхняя кривая (рис. 12) показывает изменение дыхательного коэфициента под влиянием температуры. Как видно, при температуре, близкой к 0°, дыхательный коэфициент доходил до 0,69 – величины, достаточно низкой, особенно если принять во внимание, что эти опыты проводились зимой на значительно истощенном материале. С повышением температуры повышаются и величины дыхательного коэфициента, причем это повышение идет примерно до 5–10°. Дальнейший рост температуры дыхательного коэфициента заметного влияния не оказывает и при значительных индивидуальных колебаниях средняя величина остается примерно одинаковой.

Вторая кривая (рис. 12) дает зависимость интенсивности дыхания, выраженной в количестве поглощаемого кислорода, от температуры. Наиболее характерной особенностью этой кривой, в общем изменяющейся довольно равномерно, является намечающийся перегиб при температуре около 0.5°. Ниже этой точки кривая загибается вниз.

и при 0,15° количество поглощенного кислорода на 1 кг живого веса доходит до 2,2 мг/час.

Для расшифрования полученной зависимости мы прибегли к выпрямлению температурных кривых по способу Crozier (6,7). Он показал, что если на ординате откладывать логарифм интенсивности какого-либо биологического процесса, а на абсциссе—обратную

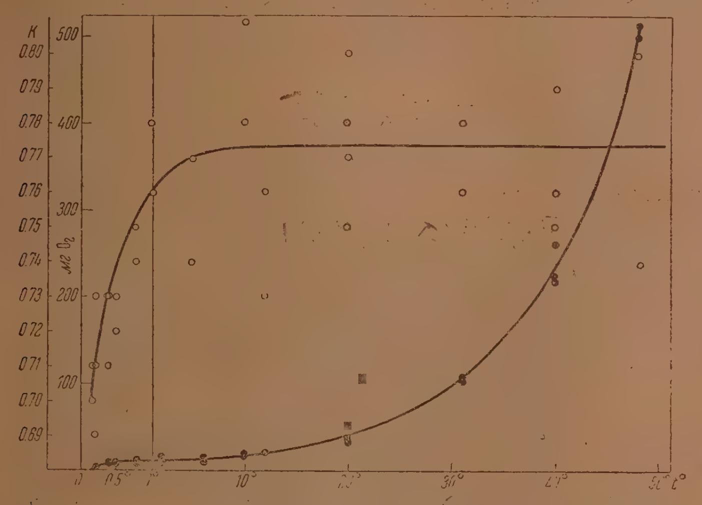


Рис. 12. Верхняя кривая — изменение дыхательного коэфициента (К) под влиянием температуры. Нижняя — интенсивность дыхания (в мг/час, поглощенного CO_2) при разных температурах на 1 кг живого веса

величину температуры, выраженной в градусах абсолютной шкалы, то зависимость, обусловленная одинаковым механизмом, выражается прямой линией. Наклон такой прямой определяется определенным коэфициентом, получившим название «температурной характеристики».

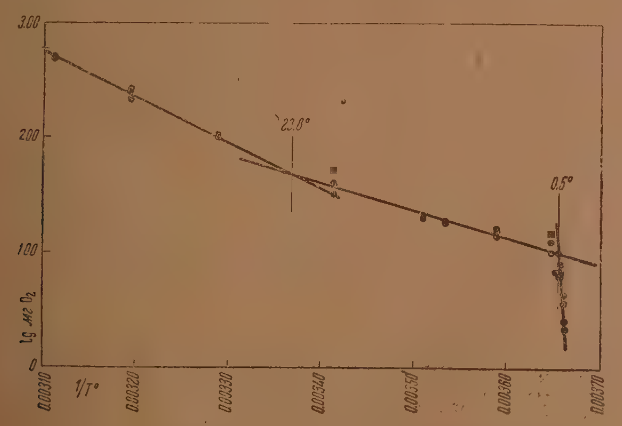


Рис. 13. Зависимость интенсивности дыхания карпа от температуры, выраженная по способу Crozier

Не вычисляя величины характеристики, после соответствующих преобразований получим нашу зависимость в следующем виде (рис. 13). Зависимость интенсивности дыхания от температуры распадается на три отрезка прямых. Первый перелом, приуроченный к

температуре 23,8°, очень невелик и объясняется, повидимому, тем, что температура выше 23—24° становится для карпа не совсем благоприятной. Весьма возможно, что большее количество точек вообще бы сгладило этот перелом, и его наличие определяется недостаточным количеством произведенных измерений.

Второй перелом, приходящийся на температуру, равную, 0,5°, наоборот, очень резок. Можно предполагать, что ниже этой температуры карп впадает в оцепенение с значительным угнетением основных физиологических функций. Это состояние оцепенения можно было наблюдать и непосредственно в камере, когда подопытный карп прекращал движения и находился почти в абсолютной неподвижности. Повидимому, в таком состоянии, приближающемся к анабиотическому, зимует рыба, залегающая в ямах.

Последняя серия опытов должна была выяснить влияние различных концентраций кислорода и углекислоты на интенсивность дыхания. Опыты ставились при температуре, равной 5,5°. Содержание бикарбонатов колебалось в пределах 39,9—47 мг/л. В первой половине серии варьировалось содержание кислорода при более или менее постоянной концентрации углекислоты, во второй, наоборот, изменяющимся фактором была CO_2. Обе части дали сходный результат, а именно и дефицит кислорода и избыток углекислоты, действуя раздражающе на карпе, вызывают у него резкие движения, что приводит к более интенсивному поглощению O_2. Концентрация кислорода, ниже которой начинается повышение интенсивности дыхания, для данной температуры приходится примерно на 1,1—1,2 мг/л. Концентрация углекислоты (нижний порог) — 90—95 мг/л.

Изучение интенсивности газообмена рыб предпринималось многими авторами. В частности, рыбоводы, для которых вопрос о дыхании карпа имеет существенное практическое значение, не раз возвращались к попыткам более или менее точно определить количество поглощаемого карпом кислорода в зависимости от изменения температурных и прочих условий среды. К сожалению, эти исследования, несмотря на их безусловную необходимость, ставились с различной, зачастую несовершенной методикой и в рыбоводной литературе до сих пор по этому вопросу (как, впрочем, и по множеству других) приводятся самые противоречивые данные.

Весма существенным для карпового рыбоводства является вопрос о физиологическом действии низких температур. Однако в одной из последних и наиболее полных сводок по прудовому рыбоводству [Schäperklaus (21)] мы находим те же противоречивые данные.

Автор утверждает, что температура воды в зимовальных прудах не может быть ниже 4—5°, иначе карпы слабеют и заболевают. Он цитирует Staff, который говорит, что при температуре ниже 3° карпы впадают в оцепенение. Вместе с тем приводятся данные Shiemenz о питании карпа при 0,5°. Факты, что карп питается при температуре ниже 2° или даже 1°, общеизвестны, но оцепенение при низких температурах все же наступает только не при 1—2, а ниже 0,5°.

Неверно предположение Spitschakow (25), что низкое содержание кислорода в зимовальных прудах ведет к понижению интенсивности дыхания и тем самым является фактором положительным. Мы получили как раз обратный результат: понижение содержания O_2 (равно как и повышение концентрации CO_2) действует на карпа раздражающе и повышает потребление кислорода. Ссылка на опыты Schiemenz с угрем в данном случае не убедительна, так как в биологии карпа и угря очень мало общего.

В дополнение к нашему заключению, что при более низких температурах и при полном голодании карпа разрушаются преимущест-

венно жиры (по сравнению с более высокой температурой), приведем некоторые цифры, полученные Knaute (12, 13) в качестве иллюстраций влияния температуры на белковый обмен. Так, при 4,2 белковый обмен составляет 24,5% от общего, при 16,8°—около 50%, а при 25,8°—свыше 90%. В обычном рационе карпа белки колеблются примерно от 60 до 80% [Ivlev (11)]. Следовательно, при повышенной температуре белковый обмен идет не только за счет потребляемой пищи, но и вследствие распада тканей. Весьма вероятно, что этим отрицательным действием повышенной против нормы температуры объясняется первая точка перегиба на нашей кривой (рис. 13), приходящаяся на температуру 23,8°.

ВЫВОДЫ

1. Летальное действие дефицита кислорода и избытка углекислоты по своему характеру приближается к типичным явлениям отравления и удовлетворительно выражается уравнением Оствальда.

2. Повышение температуры увеличивает летальную концентрацию O_2, при температуре 0,5° эта концентрация резко падает вследствие угнетенного состояния всех физиологических функций карпа, что позволяет довольствоваться меньшим количеством кислорода.

3. Содержание кислорода и венозной крови карпа в момент смерти в пределах от 1° до 50° от температуры не зависит. При температуре 1° содержание O_2 понижено.

4. Изменение под влиянием температуры летальных концентраций углекислоты, выраженных в единицах парциального давления, происходит при температуре 10°. Наблюдаемое понижение обусловлено общим падением резистентности организма карпа при низких температурах.

5. Изменения температуры на содержание углекислоты в венозной крови карпа заметного влияния не оказывают.

6. Повышение содержания углекислоты в воде повышает летальную концентрацию кислорода и обратно—понижение содержания O_2 понижает критическую концентрацию CO_2.

7. Сопряженное действие обоих факторов выражается кривой, имеющей резкий перелом, по одну сторону которого решающим фактором является кислород, по другую—углекислота.

8. Чем выше температура, тем более ярко выражен перелом.

9. С повышением температуры перелом совершается при более высоком содержании O_2 и более низком CO_2.

10. Повышение содержания бикарбонатов в воде до некоторой степени нейтрализует токсическое действие свободной углекислоты, перемещая критическую концентрацию CO_2 вверх.

11. В присутствии бикарбонатов наибольшей биологической активностью обладает так называемая агрессивная часть углекислоты.

12. Изменение температуры выше 5—10° не оказывает влияния на величину дыхательного коэфициента. При температуре 5° дыхательный коэфициент понижается, падая около 0° до 0,70.

13. Изменение интенсивности дыхания карпа, в зависимости от температуры, распадается на три участка:

1) от 50 до 23,8°—несколько неблагоприятный температурный интервал;

2) от 23,8° до 0,5°—нормальный, переход от первого участка ко второму—нечеткий;

3) от 0,5 до 0°. Характеризуется резким снижением интенсивности дыхания в связи с наступающим частичным оцепенением.

14. Повышение концентрации углекислоты в воде и понижение содержания кислорода, начиная с определенных величин (1,1—1,2 мг/л O_2 и 90—95 мг/л CO_2), увеличивают интенсивность дыхания.

ЛИТЕРАТУРА

1. M. Auson a. A. Mirsky, Journ. Physiol., 60 (1925).—2. V. Barcroft, The respiratory function of the blood (1928).—3. W. Brown a. A. Hill, Proc. Roy Soc., London, 94 (1923).—4. A. Clark, The mode of action of drubs on cells (1933).—5. A. Cole a. A. Boor, Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. 27 (1930).—6. W. Crozier, Journ. Gen. Physiol. 7 (1924) i 23, 137 u. 429.—7. W. Grozier, Journ. Gen. Physiol., 9 (1926), 525 u. 531.—8. R. Ferry a. A. Green, Journ Biol Chem., 81 (1929).—9. Ch. Fox, Publ. de Ciiconst., 41 (1907). —10. Ch. Fox. Fraas. Farad. Soc. 5 (1909).—11. V. Ivlev, Bioch. Zt., 275, (1934). —12. K. Knaute, Das Süsswasser (1907).—13. K. Knaute, Die Karpfenzucht (1901). - 14. J. Kolthoff, Zt. f. Unters. d. Nahrd, u. Genasmitt. 43, (1922).—15. A. Krogh a. I. Zeitch, Journ. Physiol., 52 (1919).—16. P. Zehmann u. A. Renss, Zt. f. Unters d. Nahr. u. Genasmitt, 45 (1923).—17. E. Powers, The respiration of fiches behaviour environment (1932).—18. A. Redfield a. E. Mason, Amer. Journ. Physiol., 85 (1928). — 19. P. Rohn u. A. Ilppo, Chem. Zt. 87 (1917).—20. R. Root, Biol. Bull., 61 (1931).—21. W. Schäperklaus, Zerbuch der Teichwirtshaft (1933).—22. W. Scott, Biol. Bull., 61 (1931).—23. K. Simolian, Merkbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas (1921).—24. F. Southworth a A. Redfield, Journ. Gen Physiol. 9 (1926).—25. F. Spitschakow, Algem. Fisch. Zeitung, 23 (1929).—26. J. Tillmans, Zt. f. Unters. d. Nahr. u. Genusmitt., 42 (1921).—27. Van. D. Slyke, Journ. Biol. Chem., 73, (1927).—28. H. Wastl, Bioch. Zt. 197 (1928).—29. H. Wastl a. G. Keiner, Arch. Ges. Physiol. 227 (1931).—30. L. Winkler, Zt. f. Unters. d. Nahr. u. Genusmitt., 33 (1917).

THE EFFECT OF TEMPERATURE ON THE RESPIRATION OF FISH

by V. S. Ivlev

From the Laboratory of Physiology of the All-Union Institute of Pond-Fisheries

Summary

Two principal subjects are dealt with in the present work: First, the lethal concentrations of oxygen and carbon dioxide are established as well as their dependence upon the temperature.

Secondly, the effect of temperature on the intensity of respiration is analysed.

The attention was chiefly directed on temperatures in the neighbourhood of 0°. Most experiments were performed within the range of 0° to 50°. The paper gives a description of a respiration apparatus (Fig. 1), by means of which the whole work was carried out and at the same time indicates methods for determining oxygen and carbon dioxide in the blood of fish. One year old „miroir“ carps were used as test animal. On the ground of the whole experimental material the following conclusions are made:

1. The lethal effect of oxygen and of the eycess of carbon dioxide approaches in its character to typical phenomena of gas-poisoning, being satisfactorily expressed by Ostwald's equation (Fig. 2 and 3).

2. A rise of temperature increases the lethal concentration of O_2. At to 0,5° this concentration falls abruptly due to the depression of all physiological functions of the carp, which allows to be satisfied with a lesser quantity of oxygen (Figs. 4 and 5).

3. The oxygen content in the venous blood of the carp at the moment of death, within the range of 1°—50°, does not depend upon the temperature. At t° 1.0° the O_2 content of the blood is seen to drop (Fig. 6).

4. A change under the influence of temperature of lethal concentration of carbon dioxide, expressed in units of partial pressure, takes place at t° 10°. The decrease observed is conditioned by the general fall in the resistance of the carp's organism at low temperatures (Figs. 7 and 8).

5. Temperature changes exert no marked influence on the carbon dioxide content in the venous blood of the carp (Table 4).

6. An decrease of CO_2 content in the water raises the lethal concentration of oxygen, while, conversely, a decrease of O_2 content lowers the lethal concentration of CO_2 (Fig. 9).

7. A combined action of both factors is expressed by means of a curve with a sharp break of the latter, on one side of which oxygen is found to be the leading factor, carbon dioxide being that factor on the other side (Fig. 9).

8. The higher the temperature, the more pronounced becomes the break (Fig. 9).

9. With an increase of temperature the break occures at a higher O_2 content and at a lower one of CO_2 (Fig. 9).

10. An increase of the decrease of the bicarbonate content in the water neutralises to a certain extent the toxic action of free carbon dioxide, shifting the lethal concentration of CO_2 upwarts (Fig. 10).

11. In the presence of bicarbonates the highest biological activity is displayed by the so-called aggressive part of carbon dioxide (Fig. 10).

12. Temperature changes above 5°—10° produce no effect upon the respiratory coefficient, which falls at 0° as low as 0,70 (Fig. 12).

13. The change in the intensity of the carp's respiration due to temperature falls into three sections:

(1) From 50° to 23,8° a somewhat unfavourable temperature range.

(2) From 23.8° to 0,5°—normal. The transition from the first section to the second is indistinct.

(3) From 0,5° to 6°—characterised by a sharp depression of respiration in connection with the onset of partial torpidity (Fig. 13).

An increase of the carbon dioxide content in the water together with a decrease of oxygen concentration, beginning from a certain value (1,1—1,2 mg l O_2 and 90—95 mg/l CO_2) raises the intensity of respiration (Table 12).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 4

МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ БЕЛУГИ ЧЕРНОГО МОРЯ

(Зимовка у берегов Крыма)

С. М. Малятский (Керчь)

Промысел белуги у берегов Крыма достаточно подробно описан Данилевским (5), Зерновым (8), Тихим (20), Максимовым (11 и 12) и др., поэтому нет необходимости останавливаться на его описании.

Исследование систематического состава белуги, произведенное Сальниковым и Малятским (17), показало, что у берегов Крыма встречаются и западное и восточное племена черноморского подвида (Huso huso ponticus occidentalis и Huso huso ponticus orientalis). При этом в районе Феодосии и Ялты обнаружены оба племени, в то время как у Севастополя лишь западное.

Приступая к выяснению отношения белуги к условиям среды, мы считаем необходимым изучать восточное и западное племена отдельно, ввиду того что между этими племенами были установлены различия не только морфологического, но и экологического характера.

В настоящей статье мы ограничимся рассмотрением белуги Севастопольского района, где, как указывалось выше, обнаружено лишь западное племя.

На карточки, составлявшиеся на уловы белуги по каждому ялику, заносились данные и о глубине установки крючьев, причем указывались две глубины — берегового и морского якорей.

Наибольшие разности между глубинами установки берегового и морского якорей (до 40 м) мы находили в районе мыса Меганом, где изобата 200 м проходит на расстоянии около 4 миль от берега. В районе же Севастополя, где 200-метровая изобата отступает на расстояние от 12 до 15 миль у мыса Херсонес и до 25—30 миль против устья реки Кача разность глубин берегового и морского якорей не превосходила 5 - 10 м. Данные, сообщенные белужниками, проверялись нами много раз, и ошибка измерений ловцов редко превосходила 7—8, максимум 10 м[1]. Для использования материала по глубинам мы брали среднее из двух цифр карточки.

Группируя полученные таким образом данные в классы по 10 м глубины, мы в значительной степени нивелировали ошибку, получаемую при вычислении средней.

В Севастопольском районе улов происходит на глубинах 70—160 м с максимумом улова на глубине 110—120 м. В Ялтинском районе улов происходит на больших глубинах (100—180 м с максимумом 130—140 м)[2].

---

[1] Следует отметить, что высокий культурный уровень крымских рыбаков-белужников сказался очень определенно на доброкачественности всех вообще данных, заносимых на карточки.

[2] В Севастопольский район мы условно включаем пространство от впадения реки Кача на северо-западе до мыса Айя на востоке. Далее на восток начинается Ялтинский район, который граничит с Феодосийским районом у Нового Света.

Обратимся теперь к размерам белуги. Длина белуг представлена следующим вариационным рядом (табл. 1).

Таблица 1. Линейные размеры белуги улова зимы 1929/30 г.

Место лова	Сантиметры									
	90	140	160	180	200	220	240	260	280	300
Севастополь	23	13	61	40	22	15	14	9	3	
Ялта	6	12	46	26	22	18	29	9	6	

Самая крупная белуга (самец III стадии) была поймана близ Нового Света 22. II.1930 г. Ее абсолютная длина 392 см, длина тела 352 см, вес 363 кг.

Оставляя в стороне не входящий в круг рассматриваемых в настоящей работе явлений вопрос о возрастном составе белуги, обратимся непосредственно к данным о распределении белуг разных размеров по глубинам. Это представляет тем больший интерес, что среди рыбаков имеется твердое убеждение, будто белуга наибольших размеров ловится на наибольшей глубине.

Рассмотрение приводимой табл. 2 показывает, что вес белуги не связан с глубиной поимки или, иными словами, белуга распределяется по глубинам независимо от размеров.

Таблица 2. Средний вес одной белуги по глубинам в Севастопольском районе (в килограммах)

Месяц	Глубина в метрах								
	до 80		90	100	110	120	130	140	150
Декабрь	—	58,2	30,8	48,0	53,0	42,0	49,5	—	—
Январь	38,5	70,4	48,5	38,8	37,4	44,8	29,0	—	86.7
Февраль		—	—	73,6	30.4	41,4	129,0	—	43,0
Март	125,0	9,5	58,0	34,6	—	37,0	—	58,3	-

Заметим, что то же наблюдается и в Ялтинском районе.

Наши материалы дают возможность проследить также и изменения в распределении белуги по глубинам в течение зимних месяцев: декабря, января, февраля и марта.

В декабре белуга довольно разномерно распределялась на глубинах 80—140 м, больше всего белуги было поймано на глубинах между 100 и 120 м. Если же мы обратимся к данным о среднем количестве белуг за один подъем (характеризующим в известной мере концентрацию белуги), то обнаружатся два максимума: на глубинах 80—90 и 120—130 м. Эти два максимума соответствуют двум промысловым участкам: северо-западному против реки Кача и восточному — против мыса Херсонес и далее к востоку.

В январе часть белуги опускается глубже (до 160 м). Умудренные опытом ловцы ставят крючья преимущественно на глубине 120 м и здесь получают наибольшие уловы. Часть белуги в районе Качи, однако, остается на малых глубинах, но ее здесь немного и ловят преимущественно на восточном участке.

В феврале лов в северо-западном участке сходит почти на-нет, и белуга ловится на глубинах не менее 100 м, причем нижней границей ее распространения (лова) попрежнему остается глубина 160 м. Эта концентрация белуги на глубинах 100—160 м отражается и на среднем количестве на один улов, которое увеличивается до 5,2 в январе. В марте белуга опять поднимается выше (до глу-

бины 70 м), причем распределяется по горизонтам довольно равномерно. Нижняя граница ее распространения поднимается от 160 до 150 м. Большинство белуги в этом месяце поймано на глубине 100—110 м. Одновременно усиливается лов в западном участке.

Описанную картину изменений в распределении белуги чрезвычайно трудно истолковать.

Мы уже имели случай высказать мнение о возможности разделения миграций на два типа: 1) миграции, совершаемые рыбой при перемене образа жизни в связи с физиологическими изменениями в организме, и 2) миграции, совершаемые при отсутствии резко выраженных изменений физиологического состояния и происходящие в течение некоторого периода установившегося образа жизни (13).

Против подобного деления можно возразить, что физиологическое состояние организма никогда не остается постоянным. Процессы питания, роста и созревания половых продуктов вызывают постоянные изменения в организме. Признавая это, мы полагаем, что значение каждого из процессов, его удельный вес во всей жизнедеятельности рыбы, рассматриваемой в целом, неодинаковы на различных этапах и в руководящей роли один процесс периодически заменяется другим. Так, например, процесс созревания половых продуктов не прекращается в течение всей жизни взрослой особи (иногда до наступления старческой стерильности), и различные стадии овогенеза и сперматогенеза, сменяя одна другую, обусловливают постоянное изменение физиологического состояния рыбы. Но на стадиях, близких к нересту, и во время самого нереста роль процессов, связанных с размножением, достигает максимума, ими иногда оттесняется даже такая важная функция, как питание, исчезают защитные рефлексы и т. п.

По окончании нереста значение процессов, связанных с размножением, резко падает (у некоторых видов рыб оно продолжается в связи с заботами о потомстве), и становятся основными и направляют все поведение рыбы другие процессы — питание, нагул и рост. Физиологическое и особенно биохимическое изучение рыб сможет, по всей вероятности, в будущем дать объективные критерии для суждений о состоянии рыбы и о том, какой из важнейших физиологических процессов является в каждый данный момент руководящим. Пока же мы вынуждены использовать для решения этих вопросов данные морфологического анализа и экологических наблюдений. Так, например, нахождение у мигрирующей рыбы половых желез на поздних стадиях (IV) и прекращение питания являются факторами, убеждающими в наступающей радикальной перемене образа жизни рыбы, готовящейся к нересту. Миграции, совершаемые в это время, мы относим к миграциям первого типа. Ранние же стадии развития половых продуктов, наличие в течение данного периода миграций желудков, всегда наполненных пищей, служат показателем миграции второго типа. Разумеется, подобный анализ может раскрывать истинное положение вещей далеко не всегда.

На основании наших данных попытаемся установить, к какому типу миграции следует отнести передвижения белуги.

Многочисленные определения стадий зрелости, которые производились в течение всей зимы, показали, что у берегов Крыма зимует так называемая яловая рыба с половыми продуктами в стадии II, II—III (реже III). За всю зиму 1929/30 г. лишь один раз (в Ялте) была вскрыта белуга-самка с икрой в стадии II—III и III по сравнению со стадией II. Далее было установлено, что в течение всего периода белуга не переставала интенсивно питаться. Все это заставляет нас отрицать наличие каких-либо изменений в физиоло

гическом состоянии белуги в течение этого времени. Мы имеем, очевидно, дело с зимовкой взрослой яловой рыбы, которой не предстоит нереститься в текущем году, поэтому передвижения, совершаемые белугой на этом этапе ее жизни, следует отнести к миграциям второго типа, для которых руководящими факторами являются изменения среды.

Из всего комплекса физико-химических и биотических факторов, могущих оказать воздействие на белугу, мы имеем возможность выделить и проследить: во-первых, колебания некоторых гидрологических и гидрохимических элементов и, во-вторых, изменения в характере питания белуги.

Гидрологические и гидрохимические наблюдения, которые были нами проведены, показали широкий размах колебания условий, при которых встречается белуга.

Белуга обнаруживалась у берегов Крыма при температуре 6—10°, содержании кислорода 10—100% насыщения (по таблицам Фокса), солености 18,15—20,86‰ и pH = 7,90—8,41. Есть основание предполагать, что в отдельных случаях белуга достигает глубины, где содержание кислорода спускается и еще ниже.

Если мы сопоставим эти данные с условиями, в которых белуга пребывает летом, например, в поверхностных слоях вод Каркинитского залива, то диапазон колебания отдельных факторов еще более увеличится и, в частности, для давления покажет огромный размах от 1 до 15—16 атмосфер, а может быть, и более. Еще более широким этот размах колебаний будет, если принять во внимание условия жизни белуги в реках. Мы оставляем, однако, этот период в стороне, так как он касается рыб, нерестящихся и близких к нересту или молодых неполовозрелых, проводящих, по мнению некоторых авторов (Северцов, 19), в реке круглый год, и сопоставление с которыми требует корректива на различное физиологическое состояние организмов и различные возрастные стадии. Поэтому, рассматривая условия существования белуги, мы касаемся только взрослых яловых рыб.

Для того чтобы яснее изобразить широкую экологическую валентность белуги и подойти к выяснению экологического спектра этой рыбы, мы воспользовались климографическим методом, широко распространенным в сельскохозяйственной прикладной зоологии. Для построения климограммы мы воспользовались способом, примененным Steggerd (18) для выяснения наиболее благоприятных условий куроводства в США.

Сущность метода заключается в комбинированном изображении на одной диаграмме каких-либо двух климатических факторов, например, температуры и влажности, температуры и осадков и т. п.

Подобная диаграмма, характеризуя условия обитания изучаемого вида в отношении всякой пары факторов, показывает сразу и их взаимную связь, и диапазон каждого в отдельности.

Для характеристики условий жизни белуги мы взяли два фактора: температуру и глубину.

Приводимую ниже диаграмму можно назвать по аналогии с климограммой, применяемой в прикладной зоологии, гидрограммой. При построении этой гидрограммы встретились большие затруднения: слишком незначительны материалы по термике Черного моря. Недостаточны, разумеется, сведения и о распределении белуги по вертикали. Например, совершенно не решен вопрос о ее пребывании летом. Поднимается ли черноморская белуга в толщу воды, подобно каспийской, точно не установлено, хотя факты, указывающие на это, и приводились целым рядом исследователей, начиная с Данилевского.

Учитывая все это, мы все же сочли нужным сделать попытку составления гидрограммы, рассчитывая, что введение этого метода в ихтиологическую практику позволит в дальнейшем, с накоплением материалов как по гидрологии (климату) Черного моря, так и по экологии белуги, ввести в него необходимые исправления.

В приведенной ниже гидрограмме (рис. 1) мы использовали гидрологические материалы, полученные нами зимой 1930 г. Для весенних и осенних месяцев взяты данные ежемесячных наблюдений Севастопольской биологической станции, опубликованные в изданиях Гидрографического управления (3). Для пребывания белуги в Каркинитском заливе взяты данные метеорологической станции в Хорлах, извлеченные из исследования Н. М. Книповича по гидрологии Черного моря (10). Приведенная гидрограмма еще раз подтверждает наше утверждение относительно очень значительной экологической валентности белуги.

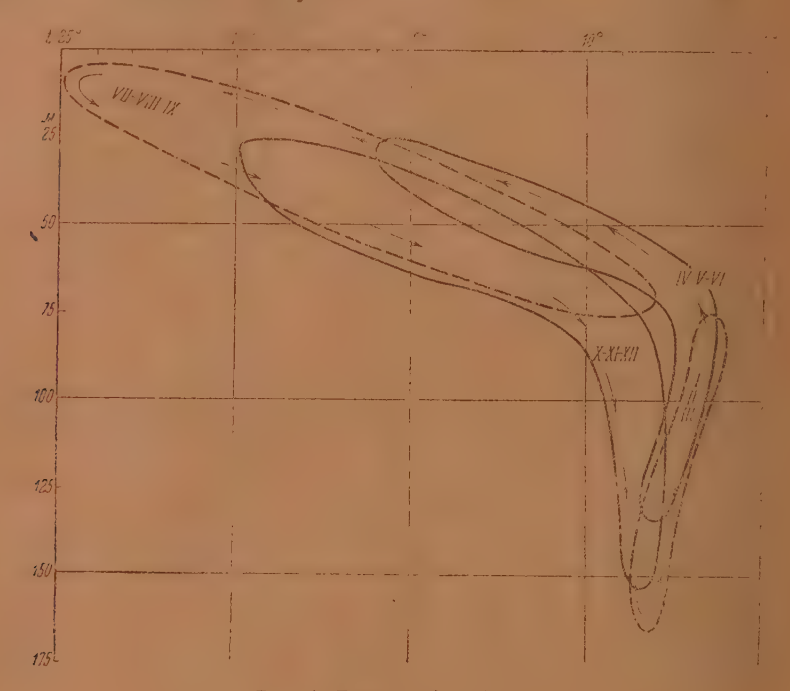


Рис. 1. Гидрограмма белуги

Выяснение этого факта убеждает нас, что изменение физико-химических факторов не могло непосредственным воздействием вызвать того перераспределения белуги по глубинам, которые было нами выше описанно.

Отчего же зависели в таком случае передвижения белуги?

Мы уже упоминали, что белуга в течение всей зимы интенсивно питается. Попытаемся выяснить, не являлись ли миграции белуги трофическими, т. е. не зависели ли они от перемещения организмов, служащих белуге пищей.

Для суждения о питании белуги мы располагаем данными анализов содержимого желудка более 1 500 экземпляров белуги. Из этого числа на Севастопольский район падает 622 экземпляра. Этот материал, распределяясь довольно равномерно по месяцам, дает возможность судить об изменениях в составе пищи и в течение зимы.

В настоящей статье не ставится самостоятельной задачей изучение питания белуги. Нас интересует питание белуги лишь как фактор, обусловливающий ее распределение. Поэтому, оставляя в стороне данные количественных анализов содержимого желудков, обратимся к качественному составу пищи, оценивая каждый из компонентов питания по числу случаев его нахождения в желудке белуги. Для сравнения все данные отнесены к 100.

Таблица 3. Качественный состав пищи белуги в Севастопольском районе и его изменения в течение зимы 1929/30 г. (частота встречаемости отдельных компонентов в процентах)

Состав пищи	Общее количество	По месяцам			
		декабрь	январь	февраль	март
Caspialosa sp.	3,21	1,50	1,61	8,66	4,00
Clupeonella sp.	0,32	—	0,80	—	—
Engraulis engrasicholus	0,16	—	0,50	—	—
Belone acus euxini	0,64	1,01	0,80	—	—
Trachurus trachrus	1,61	1,52	0,40	3,14	4,00
Mullus barbatus	7,88	3,53	7,69	14,98	6,98
Smaris chriselis	5,47	2,08	5,67	10,23	6,00
Lucioperca lucioperca	0,16	—	—	0,78	—
Scorpeana porcus	0,16	—	0,40	—	—
Gadus euxinus	64,30	69,19	68,82	48,03	64,00
Gobius sp. sp.	6,43	11,61	5,67	1,57	2,00
Bothus maloticus	14,47	25,25	13,76	3,14	4,00
Solea nasuta	0,48	1,50	—	—	—
Gasterosteus aculeatus	0,16	—	—	0,78	—
Crangon vulgaris	13,5	29,79	10,12	—	—
Idothea algirica	0,48	1,52	—	—	—
Mytilus galloprovinicialis	0,64	1,01	0,80	—	—
Modiola phaseolina	2,89	1,52	6,07	—	—
Syndesmya fragilis	0,64	1,01	0,80	—	—
Syndesmya alba	0,32	0,50	0,40	—	—
Cardium simile	0,64	0,50	0,12	—	—
Venus gallina	0,16	0,50	—	—	—
Mellina sp.	0,16	0,50	—	—	—

Картина качественного состава содержимого желудков белуги не дает больших различий по сравнению с результатами, полученными С. А. Зерновым (8) и особенно М. И. Тихим (20), изучавшим в 1910—1911 гг. питание белуги этого же района.

Наибольшее и основное значение в питании белуги имеют рыбы, за ними следуют ракообразные и, наконец, последнее место занимают моллюски (табл. 4).

Таблица 4. Частота встречаемости групп компонентов питания белуги (в процентах)

Компоненты	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Средняя
Pisces	76,14	84,52	100	100	87,46
Crustacea	20,26	8,07	—	—	11,16
Mollusca	3,60	7,41	—	—	4,38

Наши данные относятся только к Севастопольскому району. Качественный состав пищи белуги в Ялтинском и Феодосийском рай-

онах—иной, так как там большое значение в питании белуги имеет хамса.

Обратимся к составу пищи белуги в Севастопольском районе. Как уже упоминалось, важнейшее значение в питании белуги имеют здесь рыбы. Если взять из числа рыб шесть компонентов, имеющих наибольшее значение: пикшу, камбалу, султанку, бычков, смариду и сельдь, то обнаружится, что по колебанию частоты встречаемости в желудках белуги эти рыбы резко распадаются на две группы. В первую группу входят: пикша, камбала и бычки; число случаев нахождения этих рыб, максимальное в декабре, падает в феврале и вновь в марте. Вторая группа, включающая султанку, смариду и сельдь, дает обратную картину: чаще всего они встречаются именно в феврале и гораздо реже в декабре, январе и марте (рис. 2).

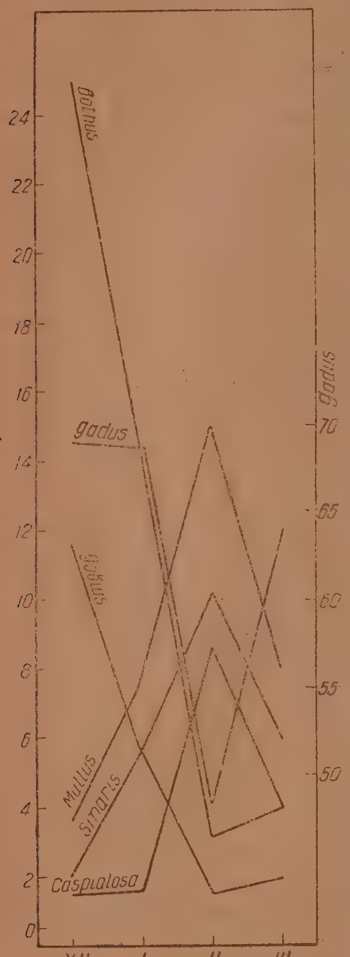


Рис. 2. Частота встречаемости важнейших компонентов питания в желудках белуги

Попытаемся поставить в связь эти колебания в составе пищи с данными по ее распределению и образом жизни перечисленных объектов ее питания. Отправным пунктом дальнейших соображений является установленный нами факт концентрации белуги в феврале на наибольших глубинах. Сопоставление этого факта с данными рис. 2 показывает, что в феврале, когда белуга концентрируется на наибольших глубинах, резко увеличивается в составе ее пищи роль сельди, султанки и смариды и одновременно уменьшается роль пикши, камбалы и бычков.

Для выяснения условий, в которых находятся белуга и служащие ее пищей рыбы, обратимся к имеющимся в нашем распоряжении гидрологическим материалам.

В течение зимы 1930 г. нами было сделано в Севастопольском районе четыре гидрологических разреза: 2.I, 15.II, 22.III и 20.IV. Разрез 2.I состоял из двух, а все остальные из трех станций. Существенным недостатком этих данных является отсутствие наблюдений в слое воды, непосредственно прилежащем ко дну. Поэтому мы, к сожалению, вынуждены ограничиться возможностью судить об условиях существования в придонном слое по характеристике вышележащих слоев воды.

Данные упомянутых гидрологических разрезов приведены ниже на рис. 3, 4, 5[1], причем на них нанесено и распределение по глубинам среднего количества ловимых за один подъем белуг.

Разрез 2.I. 1930 г. (рис. 3) дает типичную зимнюю картину. Холодноводная прослойка (результат охлаждений зимы прошлого года) в

[1] Наблюдения на станциях в пределах континентальной ступени производились от поверхности до дна, а на станциях за свалом до глубины 200, иногда 250 м. Данные по солености опущены, так как они несущественны для разбираемого вопроса. Чтобы не усложнять диаграммы лишними изолиниями, опущены данные и pH, в общем вполне отвечающие содержанию O_2.

виде линзы воды с температурой 6—7° лежит на глубине 75—100 м. Прогрев прибрежных вод несколько оттеснил эту линзу от берега. Прибрежные воды еще не успели охладиться и на ближайшей к берегу станции по всей толще воды от поверхности до дна господствует температура около 10°.

Изотермы 10 и 9° у берегов ограничивают глубины между 95 и 115 м. Изоксигены 75 и 50%, опускаясь к берегам, ограничивают здесь зону между 115 и 160 м. Очевидно, так же круто опускается к берегам и изоксигена 10%. В этих условиях распределение белуги, как это можно видеть из рис. 3, довольно четко ограничивается изотермой 7,5° и изоксигенами 75 и 50%.

Картина, изображенная на рис. 4, где представлен разрез 15.II.1930 г., значительно сложнее. Поверхностные воды уже являются охлажденными, причем это охлаждение, разумеется, больше всего в ближайших к берегам мелководных участках. Вместо 10°, наблюдавшихся в начале января у дна на глубине 50—60 м, 15.II находится вода с температурой около 7°.

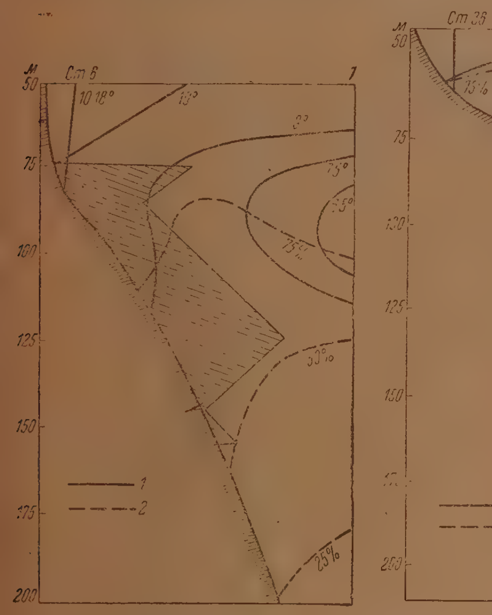


Рис. 3. Вертикальное распределение гидрологических элементов и средних уловов белуги в январе 1930 г. Экспликация: 1) температура, 2) кислород в %

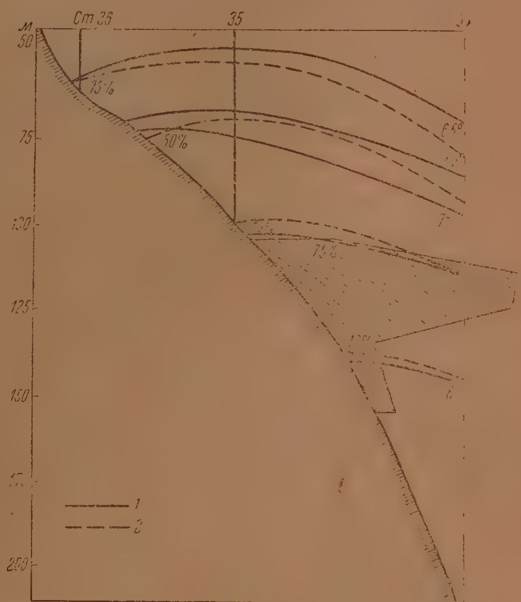


Рис. 4. Вертикальное распределение гидрологических элементов и средних уловов белуги в феврале 1930 г. Экспликация: см. рис. 3

Холодноводная линза придвинулась вплотную к берегам, верхняя и нижняя изотермы 6,50° не замыкаются, как на предыдущем разрезе, но упираются в дно. Изотерма 8°, лежавшая на предыдущем разрезе на глубине около 115 м и поднимавшаяся к берегам, опустилась здесь на глубину почти 145 м.

Таким образом, здесь ясно выражен интенсивный процесс зимнего охлаждения. Для понимания гидрологической картины, изображенной на этом разрезе, необходимо иметь в виду, что наблюдения 15.II были произведены после мощных сгонных ветров. Эти ветры, повидимому, способствовали не только упомянутому выше передвиганию холодноводной прослойки к берегам (вместе с компенсацион-

ным течением), но и вызвали некоторый подъем глубинных вод. Этим можно объяснить некоторое поднятие той же холодноводной прослойки.

Так, слой воды с 6,5° занимал в январе глубины 80—100 м, на данном же разрезе он поднялся до 70—85 м. Такой же подъем обнаруживают и изоксигены.

Однако это явление не захватило глубоких слоев, и предыдущие значительные охлаждения заставили изотерму 8° опуститься значительно глубже, чем она лежала в январе. Если мы обратимся к распределению белуги, то увидим, что она концентрируется, как и в первом случае, в зоне температур выше 7,5°. Кислородные условия здесь уже значительно хуже: зона обитания белуги ограничена изоксигенами 25—10%, а небольшая часть белуги была поймана в области, где количество кислорода было менее 10% насыщения (всего около 1 см³).

Разрез 20.III (рис. 5) показывает наступление еще большего охлаждения, особенно сильного ближе к берегам, где температура 6,5° достигала 100 м. Изотерма 7,2° опустилась от 115 до 140 м. В распределении кислорода можно видеть, что подъем изоксиген, отмеченный на предыдущем разрезе, ликвидировался, вероятно, вследствие усилений вертикальной циркуляции, связанной с охлаждением.



Рис. 5. Вертикальное распределение гидрологических элементов и средних уловов белуги в марте 1930 г. Экспликация: см. рис. 3

Распределение белуги показывает здесь совершенно иное соотношение с гидрологическими условиями, чем на двух рассмотренных разрезах. Тогда как там белуга обнаруживалась при температурах выше 7,5°, здесь она оказалась в зоне температур более низких: ее распределение характеризуется на рассматриваемом разрезе изотермами 7,5—6,5.

Самый факт нахождения белуги при температуре ниже 7,5° не должен удивлять—он находится в полном соответствии с выявленной широкой эвритермностью белуги. Неясным остается скорее уход белуги от холодной воды в феврале.

Соображения, приведенные выше, относительно неизменности физиологического состояния белуги в течение всего периода зимовки, исключают воздействия внутреннего фактора, изменившего отношение белуги к изменениям температуры. Это приводит к заключению, что февральский уход белуги на глубину вместе с опустившейся изотермой 7,5° был связан с какими-то иными внешними воздействиями.

Резкая перемена состава пищи белуги, увеличение питания султанкой, смаридой и сельдью, при одновременном уменьшении питания пикшей, камбалой и бычками заставляют предположить, что, таким образом, дополнительным внешним воздействием мог явиться трофический фактор, а именно опускание трех первых объектов на глубину и уход за ними белуги.

Посмотрим теперь, можно ли найти среди имеющихся данных по биологии султанки, сельди и смариды основания к предположению об их уходе на глубину, имея в виду, что по имеющимся материалам этот уход может быть связан с опусканием изотермы 7,5°.

На зимовку султанки на глубине указал проф. Зернов (8 и 9). Им указан не только факт ухода султанки на глубину, но и констатировано ее пребывание в биотопе (биоценозе) фазеолинового ила (9). Впоследствии этот факт неоднократно подтверждался. Укажем для примера данные, приводимые М. И. Тихим в результате изучения питания белуги (20).

Зимовка султанки на значительных глубинах является не специфической особенностью Севастопольского района, но свойственна султанке повсеместно. В этом убеждают нас результаты опытных ловов траулера «Кникер», приводимые в работе болгарских ученых Морова и Нечаева о распределении рыб у берегов Болгарии (15).

Далее султанка находилась и нами в желудках белуги по всему берегу Крыма (Ялта, Феодосия) и у берегов Кавказа (Сухуми, Поти, Батуми). Таким образом, откочевка султанки зимой на глубину должна считатся фактом, твердо установленным.

В. К. Есипов (7), ссылаясь на данные Зернова об откочевке султанки от берегов при падении температуры в среднем до 7,7° и гибели ее в аквариумах Севастопольской биологической станции при падении температуры ниже 8°, указывает, что в районе Керчи султанка появляется и уходит также при близких температурах (появление весной при 7,3°, уход осенью при 8,1°). Сопоставляя эти факты, Есипов приходит к заключению о критическом значении для султанки температуры, близкой к 8°.

В отношении смариды Зернов указывает следующее: «В 1904 г. у Севастополя смариды в большем количестве стали ловиться с 3.IV, на второй день после того, как температура моря, пройдя длинный период в 7°, поднялась до 9°. Осенью они сразу исчезли из-под Севастополя, как только в первый раз температура упала до 7°.

В отношении сельдей дело обстоит несколько сложнее, так как сельдь не является, подобно султанке и смариде, жилой рыбой Южного берега Крыма, но приходит сюда периодически. Для нас неясно систематическое положение сельдей, найденных в желудке белуг, однако можно предполагать, что эта сельдь днепровская Caspialosa pontica. Данные об отношении этих сельдей к температуре недостаточно разработаны.

Основываясь на данных, приводимых Александровым (1), Антипа (2) и другими исследователями, лишь по аналогии с азово-черноморскими сельдями и дунайскими вариететами Caspialosa pontica можно предположить, что днепровская сельдь должна также характеризоваться известной термофильностью.

Рассматривая сроки лова ее у Севастополя по данным, приводимым Зерновым в его неоднократно цитированной нами работе, и температуры, соответствующие этому лову, можно видеть, что сельдь ловится при температурах не ниже 7°. Этот лов происходит в январе и феврале. Наши наблюдения по Южному берегу Крыма также подтверждают, что при температуре ниже 7° сельдь не ловится и, повидимому, отходит от берегов.

Для того чтобы получить полную картину зимнего распределения султанки, смариды и сельди, необходимо иметь в виду, что все эти рыбы обнаруживаются в январе и феврале не только на глубинах порядка 120 м и более, но и вблизи берегов на глубинах 30—20 м, как о том свидетельствуют небольшие уловы, главным образом, мережек. Эти два факта не стоят в противоречии между собой. Наоборот, они вполне соответствуют тем специфическим гидроло-

гическим условиям, которые имеются зимой у берегов Черного моря и, в частности, в исследуемом районе.

Непосредственной причиной такого прерывистого распределения этих рыб является наличие в толще воды так называемой холодноводной прослойки, о которой мы уже упоминали выше, рассматривая наши гидрологические разрезы. Не останавливаясь на причинах образования холодноводной прослойки,—они изложены в исследованиях Шпиндлера и Врангеля (21), Книповича (10) и ряда других авторов,—мы укажем, что в течение всего периода наших работ мы постоянно констатировали эту прослойку.

Наши разрезы обнаружили холодноводную прослойку (условно ограничивая ее изотермой 6,5°) между глубинами 80 и 105 м в январе, 60 и 95 м в феврале и марте. На приведенных выше разрезах видно, как эта прослойка, находясь на некотором расстоянии от берега в январе, вплотную придвинулась к нему в феврале. В тот момент, когда верхняя и нижняя изотермы 6,5°, вместо того чтобы, сомкнувшись, образовать линзу холодноводной прослойки, уперлись в дно, обитаемые прибрежные воды оказались разделенными на две зоны—верхнюю и нижнюю.

До того момента, пока линза холодноводной прослойки не коснулась дна близ берегов, охлаждения самой прибрежной, мелководной зоны могут заставить находящихся здесь рыб уйти на глубину. Позже такой уход делается уже невозможным, так как путь вниз отрезан холодноводной прослойкой.

Таким образом, рыбы, оказавшиеся выше холодного барьера, отрезаются от теплых глубин и могут подвергаться значительным охлаждениям в прибрежной зоне. Может быть, этим явлением и объясняются хорошо известные по Южному берегу Крыма случаи массовой гибели хамсы (рыбаки говорят: «От холода хамса лопается»).

На подобные случаи массовой гибели хамсы указывают, например, Зернов (9) и Пузанов (16). Вообще же биологическое значение холодноводной прослойки совершенно недостаточно изучено. Между тем это значение несомненно очень велико. В виде примера можно указать на тот факт, что, например, у султанки, зимующей на глубине при температуре около 8°, и султанки, оказавшейся запертой в охлажденной верхней зоне, созревание половых продуктов будет итти неодинаковыми темпом[1]. Отсюда вытекает возможная причина разновременного нереста с целым комплексом сопутствующих последствий.

Для иллюстрации, распределения султанки в течение года мы построили для нее гидрограмму, аналогичную приведенной выше для белуги (рис. 6); условия существования молоди султанки не были приняты во внимание. Все оговорки, приведенные относительно гидрограммы для белуги в отношении возможных неточностей, имеют, разумеется, место и здесь. Отчетливо видны на этой гидрограмме две зоны обитания султанки в феврале (отмечены римскими цифрами II), о которых мы уже выше упоминали. Таким образом, та часть султанки, смариды и сельди, которая оказалась ниже холодноводной прослойки, служит пищей белуге. Вместе с проникновением зимнего охлаждения на все бо̀льшие глубины опускаются глубже и эти рыбы, а за ними идет и белуга, которая, будучи способна выдерживать низкие температуры, предпочитает, повидимому, опуститься глубже, где и вода тёплее, и имеется достаточно пищи.

В марте, когда изотерма 7,5° опустилась до 140 м, питание белуги султанкой, смаридой и сельдью уменьшилось. В нашем распоряжении нет фактического материала для объяснения этого явле-

[1] Быть может, это разные возрастные группы?

ния. Можно лишь высказать предположение, что это могло произойти вследствие начавшегося ухода этих рыб с глубин под влиянием созревающих половых продуктов. Этот процесс мог заставить их, преодолевая неблагоприятные температурные условия, подниматься с глубин и приближаться к нерестилищам.

Подобное предположение кажется тем более вероятным, что все три вида начинают нереститься ранней весной (в мае). Факт подобного преодоления неблагоприятных условий под влиянием созревания половых продуктов был нами ранее установлен для обратного хода сельдей Кавказского побережья (14). Характерно, что этот ход происходил при нахождении половых продуктов на сравнительно ранних стадиях, III и III—IV, и начинался в середине марта, т. е. в то же время, когда и рассматриваемый подъем с глубин султанки, смариды и сельди.

Обратимся теперь ко второй группе компонентов пищи белуги: пикше, камбале и бычкам. Уменьшение в питании белуги этих

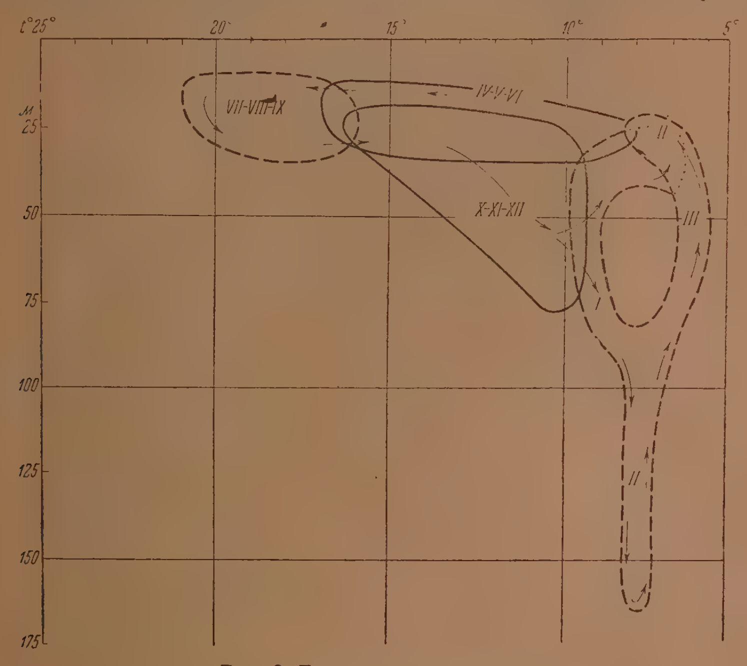


Рис. 6. Гидрограмма султанки

объектов служит показателем того факта, что они не концентрировались, подобно белуге, султанке, смариде и сельдям, на наибольших глубинах и что, следовательно, для них опускание изотермы 7,5° не имело решающего значения.

Мы оставляем в стороне бычков, отношение которых к температуре нет возможности выяснить ввиду того, что они не были ближе определены. Что же касается пикши и камбалы, то обе эти рыбы, северное происхождение которых несомненно, должны, разумеется, проявить бо̀льшую криофильность, чем, например, султанка, которая проникла в Средиземное и Черное моря главным образом из субтропических вод Атлантики. Самый образ жизни камбалы и пикши в Черном море свидетельствует об этой криофильности.

Приводимая гидрограмма камбалы (рис. 7) составлена на основании сведений об установке камбальных сетей и прилова камбалы на белужьи крючья. При составлении гидрограммы распределение

молоди не было принято во внимание. Точно так же не приняты во внимание случаи подхода взрослой камбалы к берегам, которые были отмечены для некоторых районов Черного моря, но неизвестны у Южного берега Крыма.

Сравнение гидрограммы для белуги и камбалы с полной отчетливостью выявляет их различную экологическую валентность. По сравнению с белугой камбала может считаться стенобатной и стенотермной. Как видно из гидрограммы, камбала (рис. 7) придерживается температур 6—12°.

Обширные неопубликованные материалы научной рыбохозяйственной станции Грузии по экологии пикши свидетельствуют о том, что близкие условия существования характеризуют и эту рыбу. Повидимому, криофильность делает для пикши и камбалы безразличным опускание изотермы 7,5°. Пикша и камбала не опускаются вместе с этой изотермой глубже, а потому роль их в питании белуги уменьшается в феврале.

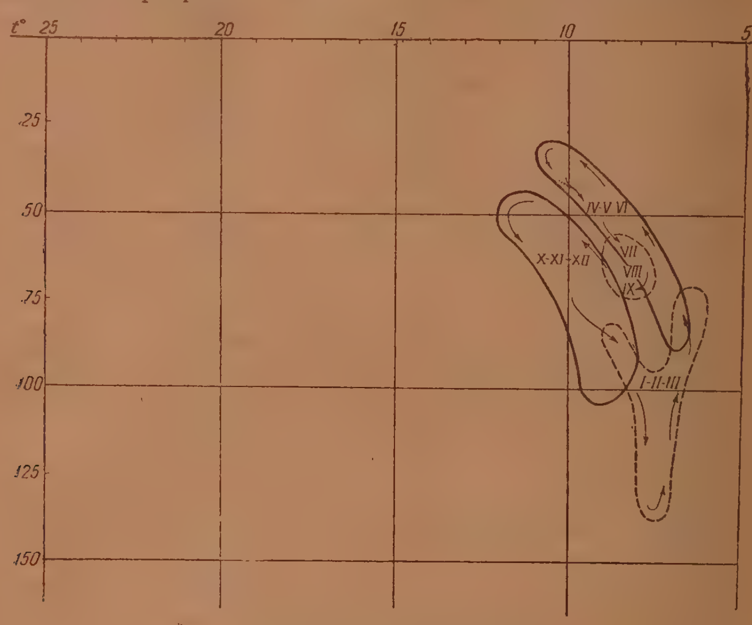


Рис. 7. Гидрограмма камбалы

В марте, когда султанка, смарида и сельдь поднимаются выше, белуга также уходит из пустеющих глубин и в зоне выше 130—120 м снова встречает наибольшую концентрацию пикши и камбалы. Далее весной, когда султанка и смарида поднимаются на нерест в поверхностные слои, куда белуга за ними не следует (у Южного берега Крыма), а сельдь совсем уходит из района, камбала и пикша остаются, по всей вероятности, единственными важными объектами питания белуги.

ВЫВОДЫ

1. Зимнее распределение белуги по глубинам в районе Севастополя зависит от двух основных факторов: температуры и питания.

2. Непосредственное влияние на распределение белуги имеют широкие вертикальные миграции служащих ей пищей султанки, смариды и сельдей при наличии постоянного в течение зимы питания пикшей, камбалой и бычками.

3. Из физико-химических факторов выделяется роль температуры и, в частности, зависимость передвижения белуги от перемещения изотермы 7,5°. При наличии достаточного количества пищи белуга, уходя от воды с температурой ниже 7,5°, концентрируется у нижней границы своего распространения (в зоне 115—160 м). Это явление имеет место при уходе на эту глубину термофильных султанки, смариды и сельдей. Таким образом, концентрация белуги на глубине есть результат воздействия комплекса: питание + температура.

4. Уход рыб-термофилов с глубин, связанный, повидимому, с подготовкой их к нересту, обусловливает подъем на меньшие глубины и белуги, попадающей при этом в охлажденные воды холодноводной прослойки. При этом роль группы рыб-криофилов (пикши, камбалы и бычков) в питании белуги увеличивается.

5. В этом периоде зимовки на распределение белуги оказывает воздействие лишь один фактор—питание. Под воздействием одного фактора концентрация белуги в сравнительно узкой зоне наибольших глубин исчезает, и белуга довольно равномерно распределяется по всей зимовочной зоне.

6. Для характеристики условий существования белуги, султанки и камбалы нами был применен широко распространенный в сельскохозяйственной зоологии климографический метод. Полученные для этих рыб диаграммы мы называем по аналогии с климограммами для наземных животных гидрограммами.

7. Гидрограмма султанки особенно отчетливо подчеркивает большое биологическое значение так называемой холодноводной прослойки — слоя холодной воды, отделяющего зону глубин с теплой водой и мало колеблющейся температурой от верхней зоны, подверженной значительным температурным колебаниям.

8. Более широкое применение климографического метода, весьма желательное в ихтиологических исследованиях на Черном море, встречает препятствие в недостаточности данных по климату этого моря. Специального упоминания заслуживает особенно плохо исследованная область в пределах континентальной ступени и ее мелководная часть, имеющая наиболее важное значение для большинства промысловых рыб.

ЛИТЕРАТУРА

1. А. И. Александров, Годовой отчет Керченской ихтиологической лаборатории за 1924 г., Керчь, 1925.—2. G. Antipa, Die Clupeinen des westlichen Teiles des Schwarzen Meers und Donaumundung, Wien, 1905.—3. Глубоководные гидрологические наблюдения гидрографических экспедиций за 1923 г., Л., 1924.—4. То же за 1924 г., Л., 1926.—5. Н. Н. Данилевский, т. VIII, СПБ, 1871.—6 А. А. Елкин, Известия Главного ботанического сада, т. XX, 2, Петроград, 1921.—7. В. К. Есипов. Зоологический журнал, т. XII, 1, 1934.—8. С. А. Зернов, Доклад Таврической губернской земской управы, Симферополь, 1904.—9. С. А. Зернов, Записки Императорской академии наук, XXXII, СПБ, 1913.—10. Н. М. Книпович, Труды Азово-Черноморской научно-промысловой экспедиции, в. 10, 1933.—11. Н. Максимов, Вестник рыбопромышленности, № 6, СПБ, 1909.—12. Н. Максимов, Рыбопромышленная жизнь, 4, СПБ, 1913.—13. С. М. Малятский, Труды научной рыбохозяйственной и биологической станции Грузии, I, 1, Батуми, 1934.—14. Т. Моров и А. Нечаев, Принось комо изучаването распределенство на фауната в Черном море, София, 1929.—15. С. М., Труды Новороссийской биологической станции, Ростов-на-Дону, 1931.—16. И. И. Пузанов, сборник «Рыбное хозяйство», кн. III, 1923.—17. Н. И. Сальников и С. М. Малятский, Труды Рыбохозяйственной и биологической станции Грузии, I, 1, 1934.—18. M. Steggerd, The Relation of Domestic Fowles to Climate. Ecol., X, 3, 1929.—19. Н. Северцов, Журнал Министерства государственных имуществ, СПБ, 1863.—20. М. И. Тихий, Вестник рыбопромышленности, 1912.—21. И. Б. Шпиндлер и Ф. Ф. Врангель, Записки по гидрологии Сибири, 1899.

CONTRIBUTION TO THE ECOLOGY OF THE BLACK SEA STRURGEON

by S. Maljatskij (Kerch)

Summary

The present paper deals with the distribution and vertical migrations of the beluga of the coasts of the Crimea near Sebastopol. A taxonomic study has shown that of two races inhabiting the Black Sea, only one is found in the above mentioned region, namely—Huso huso ponticus occidentalis.

Fishes of this race approach in autumn the coast of the Crimea from the Western part of the sea and moving eastwards meets and gets mixed, near Yalta, with the eastern race (Huso huso ponticus orientalis), which migrates to this region from the coasts of the Caucasus. The beluga is caught by the hook-gear fished on the sea bottom.

The data concerning the depth to which the hook-gear has been submerged, as well as the mass dissections of the beluga caught, and the hydrological investigations carried out on board the vessel „N. Danilewsky», are analized in the present paper.

The investigation of the variations which occur in a vertical distribution of beluga have been based on the classification of migrations previously proposed by the author (13); two types of migrations may be distinguished: 1. migrations which take place under the influence of the environment, and 2. those which take place under the influence of the physiological processes of the fish organism.

In order to establish the relations of the beluga and both of plaice (Botus maeoticus) and mullet (Mullus barbatus), on which the former is feeding, to their surroundings — the climographic method was used, which has found a wide use in agricultural zoology.

The hydrogram plotted for above mentioned fishes, has exhibited very clearly the relation to the environment and has shown the conditions under which the beluga meets the fishes on which it is feeding.

The hydrogram for the mullet has also shown the great importance for the fish biology of the peculiarity of the Black Sea hydrology, namely the presence of an intermediate cool water layer, which separates the zone of warm water with the slightly fluctuating temperature from the upper zone, subject to large range temperature fluctuations and to strong cooling in winter. The presence of this cold intermediate layer, in some cases, prevents the fish from moving to greater depth in autumn.

The impossibility of sinking into warm deep regions and forced hibernation in the surface zone, has a great biological importance. It seems that the cases of mass mortality of the anchovy (Engraulis encrasicholus) during the hard frosts at the Crimean coast are due to the fish being unable to sink into deep regions.

The result of our investigations are as follows:

1. The winter vertical distribution of the beluga in the Sebastopol region is affected by two essential factors: temperature and food.

2. The distribution of the beluga is affected by extensive vertical migrations of mullet, bass and herring, on which the beluga is feeding, provided it keeps feeding throughout the winter on haddock, plaice and goby.

3. The most considerable rôle among the physico-chemical factors plays the isotherm 7,5: when there is sufficient quantity of food the beluga leaves the water region with temperature below 7,5° and gets concentrated in the lower zone of its distribution (in the 115 to 160 m zone). This phenomenon is observed when the thermophilic fishes—mullet, bass and herring migrate to this depth. Thus the concentration of

beluga in deep water layers is determined by a combined action of food and temperature.

4. The migrations of the thermophilic fishes from deep water layers connected, as it seems, with their approach to the spawning, involves a rising of the beluga to the upper layer which thus reaches the cool water intermediate layer. Herewith the rôle of the kryophilic fishes (haddock, plaice and goby) as a food for the beluga, becomes increased.

5. During this period of hibernation, the distribution of the beluga is affected only by one single factor — the feeding. Under the influence of this factor an accumulation of the beluga in a comparatively narrow zone of the deepest layers of its distribution is changed into a proportionate distribution throughout the whole area of the hibernation zone.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 4

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕЛЬДЕЙ КАРСКОГО МОРЯ

Проф. М. Е. Макушок

Из Минского белорусского государственного университета

Наличие в составе ихтиофауны Карского моря сельдей было констатировано совсем недавно, именно в 1932 г. Поэтому и не удивительно, что наши знания о них в настоящее время весьма скудны.

Они ограничиваются некоторыми отрывочными данными, приведенными А. Н. Пробатовым в его рыбохозяйственном очерке Карской губы (1934), и моей краткой заметкой о систематическом положении сельдей Карского моря (1935). Между тем теоретический и практический интерес, который представляют сельди Карского моря, требует их исчерпывающей характеристики.

Предлагаемая заметка стремится, хотя бы отчасти, удовлетворить указанное требование.

К числу морфофизиологических особенностей сельдей того или другого водоема приходится отнести все те особенности, которые находятся в явной зависимости от возраста. К таким особенностям, или признакам, относятся: возрастной состав, линейные размеры, вес всего тела, половой состав и половозрелость. Как мне кажется, знание перечисленных особенностей и сможет послужить основанием для общей характеристики сельдей того или другого водоема, а в том числе и сельдей Карского моря.

Материалом для настоящей заметки послужили четыре пробы сельдей, добытых в южной части Карского моря в 1932 и 1933 гг.

1. Возрастной состав. Возраст всей совокупности особей сельдей Карского моря определялся мной исключительно по чешуе, причем надо сказать, что определение возраста таким способом представляет собой далеко не легкую операцию. Дело в том, что начиная с возраста пяти-шести лет, а в некоторых случаях и раньше — с трех-четырех лет, на чешуях сельдей из Карского моря выступают вторичные кольца различной степени выраженности. Эти вторичные кольца при слабой к тому же выраженности настоящих годичных колец затемняют истинную картину и тем самым затрудняют определение возраста. Однако, несмотря на все трудности для определения возраста, пришлось ограничиться только чешуей как элементом, наиболее доступным и легким с точки зрения техники его изъятия и обработки.

В результате определения возраста отдельные наши пробы сельдей из Карского моря оказались представленными следующими возрастными группами (табл. 1).

В этой же таблице дано распределение (в процентах) возрастных групп в сводной или суммарной пробе («все пробы») сельдей из Карского моря. Как нетрудно видеть, во всей совокупности, состоящей в общем из 321 особей (26,7%), второе место занимала группа восьмилетних (25,8%), третье — группа пятилетних (16,3%) и четвертое — группа семилетних (11,6%). Участие остальных возрастных

групп в совокупности было незначительным и колебалось в пределах от 0,3 до 7,8%.

Таблица 1. Сельди Карского моря. Возрастной состав проб (в процентах)

Пробы	Возраст												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	n
Югорский шар, 1932 г.	—	—	—	30,0	60,0	—	10,0	—	—	—	—	—	20
Карская губа, 1932 г. . .	—	—	—	30,8	46,1	23,1	—	—	—	—	—	—	13
Карская губа, 1933 г. . .	1,1	0,5	1,7	3,5	13,7	4,8	11,4	28,6	33,7	0,5	0,5	—	175
Югорский шар, 1933 г.	—	1,8	3,5	8,0	8,8	19,7	13,3	29,2	23,9	—	0,9	0,9	113
Все пробы в % . .	0,6	0,9	2,2	7,8	16,3	6,9	11,6	25,8	26,7	0,3	0,6	0,3	100
Вес пробы в абсолютных числах . .	2	3	7	25	52	22	37	83	86	1	2	1	321

Знакомство с возрастным составом проб сельдей из Карского моря позволяет нам сделать несколько выводов. Во-первых, что в пределах Карского моря малопозвонковые сельди Clupea pallasi Val. представлены рядом возрастных групп, начиная с однолетних и кончая двенадцатилетними. Во-вторых, что сельди Карского моря относятся к типу сельдей, отличающихся продолжительным жизненным циклом. И, наконец, в-третьих, что малопозвонковые сельди являются постоянными обитателями Карского моря.

Нельзя не отметить, что все три вывода, сделанные нами на основании данных возрастного анализа наших проб сельдей из Карского моря, характеризуют уже в известной степени сырьевые сельдяные ресурсы Карского моря с качественно биологической точки зрения. Дальнейшее развитие и дополнение эта характеристика получает из данных о линейных размерах, весе и половозрелости сельдей наших проб.

2. Линейные размеры. При изучении размеров сельдей Карского моря пришлось уделить внимание двум величинам. С одной стороны, необходимо было знать длину всего тела, а с другой — также необходимо было иметь данные и о длине тела. Эта двоякая необходимость объясняется тем, что при изучении сельдей вида Clupea pallasi Val. одни исследователи в качестве основной величины принимали длину всего тела, т. е. расстояние от переднего конца «рыла» при закрытом рте до точки пересечения прямой с перпендикуляром, восстановленным из конца нижней лопасти хвостового плавника. Такая именно величина, или вся длина тела по Хейнке (T) фигурирует, например, в работах А. И. Рабинерсона, посвященных сельдям Белого моря и Чешской губы (1925, 1927). Другие же исследователи сельдей типа pallasi делали упор не на длину тела, подразумевая под последней расстояние между передней точкой «рыла» при закрытом рте и дистальным концом средних лучей хвостового плавника (в выемки) (L); такая именно величина, иначе говоря, длина тела по Смитту, встречается в работах С. В. Аверинцева, посвященных сельдям Белого моря (1927 и 1928).

Между тем использование линейных размеров сельдей Карского моря в качестве одного из элементов их характеристики требует сравнения с соответствующими линейными размерами сельдей того же вида из других водоемов. Этим именно обстоятельством и определяется указанная выше необходимость изучать и длину всего тела и просто длину тела.

а) Длина всего тела (T), или абсолютная длина тела, была определена нами у всех 321 особи нашей совокупности. Результаты этого определения в виде средних величин длины всего тела отдельных возрастных групп по отдельным пробам и общие, т. е. для каждой возрастной группы всей совокупности, даны в табл. 2.

Таблица 2. Сельди Карского моря. Средние длины всего тела (T) отдельных возрастных групп проб и общие (в миллиметрах)

Возраст	n	Пробы: 28.VIII—16.IX 1932 г.	29.VIII—26.IX. 1932 г.	30.VII—18.VIII. 1933 г.	28.VII—23.VIII. 1933 г.	Средние общие
1	2	—	—	111,5	—	111,5
2	3	—	—	131,0	140,5	137,3
3	7	—	—	183,7	185,0	184,4
4	25	209,5	211,8	206,2	212,2	210,1
5	52	231,7	228,7	233,1	227,8	232,3
6	22	—	253,7	252,6	254,6	254,5
7	37	278,0	—	275,5	279,6	277,7
8	83	—	—	285,7	288,0	287,6
9	86	—	—	293,8	297,0	295,2
10	1	—	—	311,0	—	311,0
11	2	—	—	308,0	316,0	312,0
12	1	—	—	—	315,0	315,0
n	321	20	13	175	113	

Данные табл. 2 показывают, что средние длины всего тела отдельных одноименных возрастных групп различных проб не были тождественными, а проявляли некоторое расхождение. Это объясняется, с одной стороны, немногочисленностью в некоторых возрастных группах особей, а с другой—и моментом сбора самих проб. Но, несмотря на эти недостатки материала, я думаю, что общие средние, полученные для представителей одной и той же возрастной группы всех проб, довольно близки к эмпирическим средним и могут быть использованы для характеристики интересующих нас сельдей.

б) Длина тела (L). Как это и понятно, средние длины тела как возрастных групп отдельных проб, так и общие, взятые для одновозрастных групп, вариируют аналогично средним длины всего тела (T). Это варьирование средних вполне наглядно выступает в табл. 3.

Колебания средних длины тела у одноименных возрастных групп разных проб зависят в некоторых случаях от малочисленности нашего материала и от растянутости сроков сбора проб, но тем не менее расхождения средних не настолько значительны, чтобы ими нельзя было воспользоваться с целью характеристики сельдей Карского моря с точки зрения линейных размеров. Последнему, как мне кажется, вполне удовлетворяют общие или сводные средние длины тела, полученные в результате объединения особей всех одноименных возрастных групп. Кроме того, средние такого рода дают представление о постепенном погодичном увеличении длины тела, не требуя кропотливой работы, связанной с получением соответствующих данных путем обратного расчисления по чешуе. Использованию эмпирического материала для получения годичных средних длины тела сельдей Карского моря благоприятствует и то обстоятельство, что накопление проб в общем совпадает с концом одних

Таблица 3. Сельди Карского моря. Средние длины тела (L) отдельных возрастных групп по отдельным пробам и общие (в миллиметрах)

Возраст	n	28.VIII—16.IX. 1932 г.	29.VIII.—26.IX. 1932 г.	30.VIII—18.VIII. 1933 г.	28.VII—23.VIII. 1933 г.	Средние общие	Годовой прирост
1	2	—	—	102,5	—	102,5	102,5
2	3	—	—	119,0	127,0	124,3	21,8
3	7	—	—	167,3	168,0	167,7	43,4
4	25	189,7	193,2	186,8	193,8	191,7	24,0
5	52	208,7	207,8	211,6	210,5	210,3	18,6
6	22	—	229,3	228,5	231,5	230,5	20,2
7	37	252,5	—	249,6	254,1	251,8	21,3
8	83	—	—	259,9	263,8	261,4	9,6
9	86	—	—	267,5	270,3	268,8	7,4
10	1	—	—	281,0	—	281,0	7,2
11	2	—	—	283,0	285,0	284,0	3,0
12	1	—	—	—	286,0	286,0	1,0
n	321	20	13	175	113	321	

вегетативных годичных циклов и началом других, новых. При этом следует отметить, что младшие возрастные группы начинают рост нового года раньше возрастных групп. Этим самым объясняется несколько повышенная средняя, которую дали особи в возрасте одного года. У двух особей указанной возрастной группы на чешуе не только заложилось кольцо первого года, но и имеется значительный прирост второго года жизни. Приведенные общие средние длины тела, приуроченные к началу нового периода роста, позволяют графически изобразить ход увеличения длины тела по годовым периодам. Соответствующий график в виде кривой дан нами на рис. 1. На этом же рисунке приведена также кривая увеличения длины всего тела по общим средним, приведенным в табл. 2. Сравнение кривых увеличения длины тела и увеличения длины всего тела свидетельствует о веерообразном их расхождении, т. е. о наличии расхождения в увеличении длины всего тела в сравнении с увеличением просто длины тела.

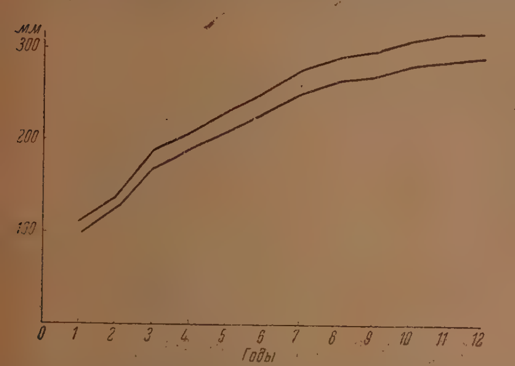


Рис. 1. Кривые роста сельди Карского моря. Верхняя кривая показывает ход роста длины тела (по Смитту)

В заключение нашего знакомства со средними длины тела сельдей Карского моря мне остается сопоставить эти средние с соответствующими же средними, полученными для сельдей Печорского моря. Для такого сопоставления приходится, конечно, ограничиться только общими сводными средними, приведенными (в округленных числах) в табл. 4.

Приведенные средние длины тела сельдей Карского моря и сельдей Печорского моря позволяют заключить, что по темпу роста сельди того или другого водоема довольно близки между собой. Не приходится говорить о том, что и по средним длины тела сельди Карского моря, как и сельди Печорского моря, относятся к группе «крупных» сельдей вида Clupea pallasi Val.

Таблица 4. Сельди Карского и Печорского морей. Средние длины тела (в миллиметрах)

Возраст	1	2	3	4	5	6	7		9	10	11	12
Карские	103	124	168	192	210	231	252	261	269	281	284	286
Печорские	78	121	160	198	213	228	242	255	268	277	285	—

3. Вес всего тела. Вес всего тела был определен мной у 320 особей всех наших проб.

Средние веса всего тела как для отдельных возрастных групп пробы, так и для одноименных возрастных групп всех проб, взятых вместе, представлены в табл. 5.

Таблица 5. Сельди Карского моря. Средние веса всего тела отдельных возрастных групп по отдельным пробам и общие (в граммах)

Возраст	n	Пробы				
		28.VIII—16.IX. 1932 г.	29.VIII.—26.IX 1932 г.	30.VII -18.VIII. 1933 г.	28.VII–23.VIII. 1933 г.	Средние общие
1	2	—	—	9,5	—	9,5
2	3	—	—	14,0	14,5	11,3
3	7	—	—	28,0	40,0	38,8
4	25	45,3	51,2	61,9	59,3	56,5
5	52	69,2	71,7	79,4	84,3	78,6
6	22	—	85,7	109,0	110,6	109,6
7	37	103,0	—	140,9	145,6	143,8
8	83	—	—	163,8	161,7	163,1
9	86	—	—	173,1	174,4	174,0
10	1	—	—	210,0	—	210,0
11	2	—	—	210,0	205,0	207,5
12	1	—	—	—	217,0	217,0
	321	—	—	—	—	—

Изучение средних, приведенных в табл. 5, показывает прежде всего, что особи старших возрастных групп сельдей Карского моря достигают веса свыше 200 г. Другими словами, и по весовым показателям так же, как и по линейным, сельди Карского моря относятся к группе «крупных» сельдей вида Clupea pallai Val.

4. Половой состав. Из всей нашей совокупности, состоящей из 321 особи, пол был определен у 313. Результаты этого определения по отдельным пробам, а в пробах по возрастным группам в процентах от общего количества особей приведены в табл. 6.

Табл. 6 показывает, что количество самцов и самок значительно колебалось не только по отдельным возрастным группам каждой пробы, но и по отдельным пробам. Следует, между прочим, отметить, что в пробе, взятой в 1933 г. в Карской губе, преобладали самки (55%), а в пробе, взятой в том же году в Югорском шаре, преобладали самцы (57,5%). Во всей же совокупности самцы и самки оказались почти в равных количествах (46,6 и 50,4%).

5. Половозрелость. Определение половой зрелости или, иначе говоря, состояние половых желез было произведено мной у 313 особей из 321. У 8 особей операция определения половозрелости не производилась из-за необходимости сохранить их целыми, неповрежденными. По стадиям половой зрелости весь проанализи-

рованный материал распадается на две части. Небольшое относительно количество особей могло быть отнесено нами к таким стадиям половой зрелости, как I, II и III. Значительно же большее количество особей пришлось отнести к таким стадиям, как IV, V, V—VI, IIA и IIIA. Первые три стадии— I, II и III—могут быть противопоставлены остальным стадиям (с IV по IIIA) как стадии, характерные для неполовозрелых особей, обычно относящихся к младшим возрастным группам, остальные же стадии половой зрелости—IV, V, V—VI, IIA и IIIA— должны быть противопоставлены первым трем „неполовозрелым“ как стадии половозрелые, свойственные особям старших взрослых групп. В связи с тем, что особей младших возрастных групп в наших пробах было мало и особенно на неполовозрелых стадиях оказалось незначительное количество, всего 2,3% от общего числа (особи на стадиях половозрелости составляли большинство—97,7%), наш материал имел особый характер с морфофизиологической точки зрения. Соотношение особей и распределение их по стадиям зрелости в зависимости от возраста представлены в табл. 7.

Как можно убедиться, рассматривая приведенную таблицу, пре-

Таблица 6. Сельди Карского моря. Половой состав в процентах

Пробы	Пол	Возраст 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Всего в %
Югорский шар, 1932 г.	Самцы	—	—	—	10,0	45,0	—	5,0	—	—	—	—	—	60,0
	Самки	—	—	—	20,0	15,0	—	5,0	—	—	—	—	—	40,0
Карская губа, 1932 г.	Самцы	—	—	—	15,4	7,8	15,4	—	—	—	—	—	—	38,6
	Самки	—	—	—	15,4	33,2	7,7	—	—	—	—	—	—	61,4
Карская губа, 1933	Самцы	0,6	0,6	0,6	0,6	7,6	1,8	9,0	13,6	10,6	0,6	0,6	—	45,0
	Самки	0,6	—	1,2	3,0	6,4	1,2	1,2	16,2	24,0	—	0,6	—	55,0
Югорский шар, 1933 г.	Самцы	—	1,8	1,8	1,9	2,8	8,4	12,0	22,3	5,6	—	0,9	—	57,5
	Самки	—	—	0,9	6,5	6,5	1,8	1,8	6,5	17,6	—	—	0,9	42,5
По всем пробам	Самцы	0,3	0,6	1,0	2,3	8,3	4,6	9,3	15,0	7,7	0,3	0,3	—	49,6
	Самки	0,3	0,3	1,0	5,8	8,3	2,5	2,5	12,8	18,3	0,3	0,3	0,3	50,4

Таблица 7. Сельди Карского моря. Распределение по стадиям зрелости (в процентах)

Возрастные группы	Стадии зрелости								
	I	II	III	IV	V	V—VI	IIA	IIIA	Всего
Однолетние—1	0,3	0,3	—	—	—	—	—	—	0,6
Двухлетние—2	—	1,0	—	—	—	—	—	—	1,0
Трехлетние—3	—	0,3	—	—	—	0,6	1,1	—	2,0
Четырехлетние—4	—	—	—	1,0	0,6	2,9	1,3	1,6	7,4
Пятилетние—5	—	—	0,3	2,2	1,6	5,1	4,8	2,6	16,6
Шестилетние—6	—	—	—	0,6	1,6	1,9	2,7	0,3	7,1
Семилетние—7	—	—	—	0,3	1,6	4,2	5,4	0,3	11,8
Восьмилетние—8	—	—	—	—	6,1	5,8	14,2	—	26,1
Девятилетние—9	—	—	—	—	1,6	2,2	22.7	—	26,5
Десятилетние—10	—	—	—	—	—	—	0,3	-	0,3
Одинадцатилетние—11	—	—	—	—	—	0,3	—	—	0.3
Двенадцатилетние—12	—	—	—	—	—	—	0,3	—	0,3
Всего по всем пробам в %	0,3	1,6	0,3	4,1	13,1	23,0	52,8	4,8	100

обладающей стадией половозрелости среди остальных была стадия, обозначаемая нами IIA. К этой стадии нами относились особи, состояние половых желез которых свидетельствовало о недавнем нересте. Обычно половые железы на этой стадии находятся в периоде начавшегося восстановления половых элементов при наличии еще остатков старого поколения их, оставшихся невыметанными. На такой именно стадии половозрелости, весьма важной с морфофизиологической точки зрения, было 52,8% от всего количества особей, проанализированных на половозрелость. При этом следует особо отметить, что особи на стадии IIA имелись в пробах, собранных в 1933 г. В пробах же 1932 г. вместо особей на стадии IIA констатировано 4,8% особей на стадии IIIA, т. е. на стадии тоже восстановительной, но восстановление которой зашло значительно дальше. Второе место по численности в нашем материале занимали особи на той стадии зрелости, которая обозначается, как стадия V—VI. К этой стадии относятся особи, половые железы которых находятся в состоянии, заслуживающем названия «критическая». Обычно у особей на стадии V—VI задняя часть половых желез оказывается в той или иной степени опорожненной. Во всех наших пробах, взятых вместе, особи „критической“ стадии половой зрелости составляли 23% от общего количества. На третьем месте в отношении половой зрелости в нашем материале оказались особи на стадии V, т. е. на стадии, которую можно назвать „преднерестовой“. Особи на этой стадии зрелости должны были нерестовать в ближайшее время. Они составляли 13,1% от общего количества сельдей, проанализированных на половозрелость. Остальные стадии половой зрелости были представлены небольшими количествами особей и составляли в общей сложности 2,2% от общего количества.

Анализ половой зрелости наших проб сельдей из Карского моря позволяет сделать следующий вывод; наличие в нашем материале особей на таких стадиях половой зрелости, как стадия IA, т. е. на восстановительной стадии, говорит о том, что сельди в пределах Карского моря нерестуют, мечут икру. Этот вывод подтверждается и тем, что среди нашего материала были особи, не только

недавно отнерестовавшие, но и особи, весьма близкие к нересту, именно особи на „критической“ стадии.

Вывод. Резюмируя все сказанное выше о морфофизиологических особенностях сельдей Красного моря я считаю себя в праве сделать следующие выводы.

1. Возрастной анализ нашего материала показывает, что сельди в Карском море представлены не менее чем двенадцатью возрастными группами, начиная с однолетних и кончая двенадцатилетними.

2. Такой возрастной состав говорит о том, что сельди Карского моря относятся к группе сельдей, характеризующейся продолжительным жизненным циклом.

3. По своим линейным размерам — длина всего тела до 315 мм, длина тела до 286 мм—сельди Карского моря принадлежат к группе крупных сельдей типа pallasi.

4. Отнесение сельдей Карского моря к группе крупных сельдей оправдывается и их значительным весом, который у отдельных особей старших возрастных групп достигает 217 г.

5. Изучение полового состава наших проб сельдей из Карского моря показывает, что во всей совокупности самцов и самок было почти поровну—49,6 и 50,4%. В пробах же по отдельным возрастным группам количество самцов колебалось в пределах от 38,6 до 60%.

6. По половозрелости весь наш материал по сельдям Карского моря распадается на 8 стадий, начиная с I стадии и кончая стадией III—„восстановительной“. Преобладающей группой особей в наших пробах, взятых вместе, оказались особи на стадии IIA, составлявшие 52,8%; на втором месте особи на стадии V—VI, т. е. на стадии „критической“, составлявшие 28%, и на третьем—особи на стадии V, составлявшие 13,1% от общего количества особей во всех пробах, взятых вместе.

7. Наличие в нашем материале особей на „восстановительных“ стадиях IIA и на стадии „критической“ V—VI свидетельствует о том, что в пределах Карского моря имеет место нерест сельдей.

ON SOME CHARACTERS OF HERRINGS OF THE KARA SEA

by M. E. Makushok

(from the University of White Russia)

Summary

Four samples of herrings from the Kara Sea, altogether 321 specimens, were studied by the author. The results obtained may be summarised as follows:

1. The age distribution showed that the herrings of the Kara Sea, belonging to the type with low number of vertebrae of the species Clupea pallasi Val., are represented in the waters of the above sea no less that by twelve age groups, beginning with one year old and ending with twelve years old individuals (see Table 1).

2. By their linear dimensions— the total body length (T) up to 315 mm and the body length (after Smitt) up to 286 mm, as well as by their weight, reaching 217 grms, the herrings of the Kara Sea should be referred to large herrings of the species Clupea pallasi Val. (see Tables 4 and 6).

3. A study of sex distribution of all the four samples of herrings showed both the number of males and that of females to be on the whole nearly equal: 49,6 per cent and 50 per cent (see Table 7).

4. According to the condition of sex glands the whole material was distributed among eight stages of maturity, from the I-st to the III A. Throughout that material individuals at the stage II A, i. e. those which had already spawned (52,8 per cent), were seen to predominate, the second place was occupied by individuals at the stage V—VI (23,0 per cent), i. e. those having reached the critical stage, while the third place belonged to fishes at the stage V (31.1 per cent), the latter being near their spawning period.

5. The presence in the samples of considerable numbers of individuals at such stages of sexual maturity, as II A and III A and, particularly, as V—VI, serves to indicats that within the limits of the Kara Sea, in July-September, the spawning of herrings of the species Clupea pallasi Val. takes place, and that consequently the Kara Sea, despite its typical arctic peculiarities, may be regarded as an area of habitation of herrings belonging to the species named.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 4

ИССЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МОЛОДИ РЫБ В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ КАСПИЙСКОГО МОРЯ в 1934 г.

Т. С. Расс

Из Всесоюзного института морского рыбного хозяйства и океанографии

Важность исследований икринок и мальков рыб определяется рядом основных предпосылок. Благодаря громадной плодовитости рыб районы моря, являющиеся местами их размножения, в соответствующий период бывают переполнены отложенными икринками. Количество икринок в этих районах в десятки и сотни тысяч раз превосходит количество нерестящихся особей. Благодаря этому гораздо легче и точнее устанавливать экологию нереста рыб на основании распределения икринок и только что выклюнувшихся личинок, чем на основании ловов значительно менее многочисленных взрослых рыб.

Различимы два основных раздела исследований: исследования икринок и личинок и исследования сеголеток. Исследование количественного распределения только что выметанных икринок или только что выклюнувшихся личинок позволяет точнее и полнее определить места и условия нереста, чем исследование распределения взрослых рыб.

Исследование сеголеток позволяет подойти к не менее важной проблеме, по которой этим путем удается получать достаточно интересные результаты. Это — проблема прогноза. Подсчеты сеголеток ведутся легче, чем подсчеты взрослой рыбы, потому что, во-первых, их легче ловить, во-вторых, их в сотни раз больше, чем взрослых особей. Так, по Колдервуду, из всего числа лососевых сеголеток только 3% достигают стадии рыб, входящих в промысел. Сеголеток гораздо легче просчитать и легче проследить их распределение.

Северный Каспий в этом отношении является водоемом чрезвычайно удобным, и именно на нем был в 1913—1917 гг. осуществлен опыт подсчета урожая по сеголеткам [Чугунов (15)]. Результаты этой работы недостаточны из-за неточности примененной методики. Однако вообще такие прогнозы возможны. Так, Абердинская станция (Англия) из года в год дает достаточно точные прогнозы.

Работы 1934 г. на Северном Каспии были поставлены Мальковой лабораторией ВНИРО совместно с Астраханской и Гурьевской станциями. В работах участвовали научные сотрудники: И. И. Казанова, Т. А. Перцева, Н. А. Халдинова, В. С. Танасийчук, Т. А. Егорова, Е. Д. Каргина, Е. Г. Манэсси, а также покойная сотрудница лаборатории Л. Д. Фрумина.

Был разработан единый план работ. Согласно этому плану, на пяти экспедиционных судах производились одновременные рейсы по стандартным маршрутам, образовавшим сетку станций, покрывшую весь Северный Каспий. Каждый маршрут охватывал 25—30 станций и выполнялся судном от 3 до 10 дней. На каждой станции

производились ловы мальков 5-метровым оттер-тралом, икряной сеткой и придонным тралом нашей конструкции. Мальковый оттер-трал давал основные материалы по распределению сеголеток, икряная сетка — по распределению икринок и личинок в планктоне, а придонный трал — по распределению икринок в придонных слоях.

На каждой станции, кроме ловов мальков, брались пробы на соленость придонную и поверхностную температуру и глубину. По грунтам была использована грунтовая карта, составленная М. В. Кленовой.

Наши работы должны были повторяться дважды в месяц, но, к сожалению, из-за ряда неполадок это полностью провести не удалось и вместо того, чтобы получить картину распределения мальков дважды в месяц, удалось получить среднюю картину распределения мальков для целого месяца.

В настоящей работе сообщаются результаты работ мальковым оттер-тралом. Остальные материалы пока не обработаны в достаточной степени.

Прилагаемые карты (рис. 1, 3 и 5) представляют количественное распределение сеголетков воблы, леща и судака в Северном Каспии с июня по сентябрь. Количество мальков в улове каждого трала перечислено на площадь облова соответственно размеру трала, времени травления и скорости хода судна. Скорость хода судна определялась при помощи лага-тахиметра Глушкова. Раскрытие трала принималось равным $^{2}/_{3}$ верхней подборы, согласно коэфициенту Леа. На картах сплошной заливкой дано самое большое количество сеголетков в улове, а именно — свыше 50 мальков на 1 000 м³. Штриховкой крест-накрест даны количества от 30 до 50 мальков, простой штриховкой — количества от 10 до 30 мальков, прерывистой штриховкой — от 1 до 10 и пунктуацией — менее одного малька на 1 000 м³. Кружки обозначают станции: учтены все станции как с положительными, так и с отрицательными результатами. Эти последние, по нашему мнению, не менее важны, потому что они указывают, при каких условиях мальков нет. Распределение молоди вычерчено путем применения метода изолиний (изоденс). Мы считаем, что в данном случае наиболее рационально применение именно этого метода.

Распределение сеголетков воблы дает следующую картину (рис. 1а, 1б, 1в, 1г). В июне (рис. 1а) наибольшее количество молоди воблы появляется в море против восточной части дельты Волги. Небольшая концентрация имеется также в западной части (Лагано-Бирюзякский район). В июле (рис. 1б) основная масса воблы, повидимому, уже скатилась из Волги в Северный Каспий. Основная концентрация молоди располагается против средней части дельты и несколько дальше от дельты, чем это было на первой карте. Затем сравнительно большая концентрация наблюдается в районе Лагани и еще одна концентрация — в юго-западном углу Северного Каспия. В августе (рис. 1в) наблюдается дальнейшее развитие этой картины. Основная масса молоди частью перешла на запад и к югу, частью переместилась на восток к берегам Мангишлака и Бузачи, где и распределяется в распыленном состоянии. В сентябре (рис. 1г) вся молодь как бы подбирается обратно.

Для анализа карт распределения молоди мы применили метод графической реконструкции. Этим методом удается реконструировать картину передвижения молоди. Накладывая одну карту за другой, друг на друга, получаем картину передвижения основных концентраций молоди. Путем наложения всех данных из месяца в месяц удалось составить карту миграций молоди воблы (рис. 2). Как видно из карты, основным центром поступления воблы в море является

а

в

Рис. 1. Распределение сеголетков воблы по данным уловов малькового оттер-трала: а) в июне, б) в июле, в) в августе, г) в сентябре

Fig. 1 Distribution of the Fry of Rutilus rutilus caspicus Jak. in the North part of Caspian Sea, based upon catches with 5-m Young-fish ottertrawl: а) June, б) July, в) August, г) September. Black indicates regions with more than 50 specimens pro 1000 m² of the bottom, crossed lines—30—50, horizontal lines—10—30, vertical dashed lines—1—10, and dots—less than 1 specimen

Рис. 3. Распределение сеголетков леща по данным уловов малькового оттер-трала: а) в июне, б) в июле, в) в августе, г) в сентябре. Обозначения в тексте.

Fig. 3. Distribution of the Fry of Abramis brama L. in the North part of Caspian Sea, based upon catches with 5-m Young-fish ottertrawl: а) June, б) July, в) August, г) September. Legende see on fig. 1



Рис. 5 Распределение сеголетков судака по данным уловов малькового оттер-трала: а) в июне, б) в июле, в) в августе, а) в сентябре. Обозначения те же, что на рис. 1.

Fig. 5. Disrbution of the Fry of Lucioperca lucioperca L. in the North part of Caspian Sea, based upon catches with 5-m Young-fish Ottertrawl: a) June, б) July, в) August, г) September. Legende see on fig. 1

восточная часть дельты Волги и район Лагани-Бирюзяка к западу от дельты Волги. Отсюда молодь воблы, поступающая из восточной части дельты, проходит путь на юго-восток, огибая с запада Уральскую бороздину, и распыляется в районе Мангишлак-Бузачи. Это — основной кормовой район молоди воблы. В августе — сентябре молодь воблы проходит обратную миграцию, собираясь главным образом против восточной части предъустьевого пространства Волги. Часть молоди, однако, мигрирует прямо на северо-восток к Забурунью, а западная партия молоди (из Лаганского района) мигрирует на юг и на запад, а осенью (в августе — сентябре) передвигается на запад и на север, собираясь в сентябре в юго-западном углу Северного Каспия.

Описанное относится к молоди воблы Волго-Каспийского района. По Урало-Каспийскому району у нас материалов меньше. Имеющийся материал, однако, показывает, что основная масса молоди



Рис. 2. Основные направления миграций молоди воблы

Fig. 2. General Migrations Ways of the Fry of Rutilus rutilus caspicus in the North part of Gaspian Sea

поступает в этом районе в море позже, чем в западной половине Северного Каспия. Многочисленные отрицательные ловы в этом районе в июне показывают, что молодь воблы в это время еще не вышла из прибрежной полосы.

Основной отвал молоди воблы в море наблюдается в восточной части Северного Каспия в августе, тогда как в западной части он происходит в июле. Основная концентрация молоди наблюдается против устья Эмбы, тогда как против устья Урала мы видим лишь небольшие количества мальков. Молодь широко распространяется по всей восточной половине Северного Каспия, не образуя, однако, больших концентраций. Обратный ход этой молоди нам проследить не удалось.

Распределение молоди леща нанесено на карты (рис. 3) таким же образом, как это сделано нами для воблы. Молодь леща, по нашим данным, менее подвижна, чем молодь воблы. Отвалив от устья Волги в июне (рис. 3а) (причем выход в море основной массы молоди леща наблюдается в июле (рис. 3б), молодь леща распределяется

преимущественно вдоль второго свала предъустьевого пространства, не уходя далеко в море.

Рис. 3а—г показывает существование двух основных концентраций молоди — меньшей против западной части дельты и большей — против восточной части дельты.

Миграции сеголетков леща представлены на рис. 4. Рисунок отчетливо показывает, что молодь леща перемещается вдоль края предъустьевой зоны в северо-восточном направлении.

Распределение молоди судака показано на четырех картах (рис. 5а—г). Карты показывают, что молодь судака не образует больших концентраций и довольно быстро распыляется в предъустьевом пространстве. В августе (рис. 5в) мы находим молодь судака почти по всему Северному Каспию в очень распыленном состоянии. Сентябрьская картина распределения молоди судака (рис. 5г) неясна. По восточному району совсем нет данных, в западном районе наблюдаются небольшие количества распыленной молоди.



Рис. 4. Основные направления миграций сеголетков леща
Fig. 4. General Migrations Ways of the Fry of Abramis brama in theNorth part of Caspian Sea

Пока трудно установить, что определяет пути миграции этих рыб, в частности, пути миграции молоди воблы, как наиболее дальнего странника из рассмотренных трех видов. Я попробовал сопоставить карту миграции молоди воблы с картами распределения соленостей поверхностных слоев. Рассматривая карты для июля и для августа — сентября, мы видим, что между водами Уральской бороздины и более солеными водами, подходящими с юго-запада, намечается перешеек с более слабой соленостью. Наличие этого перешейка, повидимому, определяет путь молоди воблы, идущей этим районом к берегам Мангишлака-Бузачи. Это, конечно, требует дальнейшего наблюдения и более точного сопоставления.

Анализ карт передвижений сеголетков позволяет ориентировочно установить существование трех основных направлений, в которых преимущественно происходят перемещения (миграции) молоди рыб, размножающихся в низовьях Волги и прилежащих култуках.

Это, во-первых, путь от западной части дельты на юг и на юго-запад к юго-западному углу Северного Каспия (район Брянской

косы — острова Тюленьего — остров Чечень). Во-вторых, путь от восточной и средней части дельты на юго-восток к районам острова Кулалы-Мангишлака-Бузачи. Третий путь идет вдоль края предустьевого пространства (вдоль края второго свала) в направлении от Главного Банка на северо-восток — к Забурунью.

Эти пути перемещений основных масс сеголетков, вероятно, зависят от распределения течений и соленостей в западной половине Северного Каспия, однако течения Каспийского моря мы пока знаем недостаточно.

На основе карт распределения молоди можно подойти к учету урожая молоди. Путем учета мы можем получить цифры, дающие относительный урожай молоди — в том случае, когда мы облавливаем не всю молодь. Весь урожай молоди придется в этом случае исчислить, исходя из количеств взрослой рыбы, рассчитываемых другим методом. Сопоставляя получаемые количества молоди с количествами взрослой рыбы, возможно в дальнейшем давать прогнозы.

Подсчеты урожая молоди, проделанные Н. Л. Чугуновым (15) в предустьевом пространстве Волги, дают слишком малые цифры урожая молоди. Получаются меньшие количества мальков, чем можно было бы ожидать, судя по уловам взрослых особей. Рассматривая распределение молоди во всем Северном Каспии и анализируя его более детально, чем Чугунов, мы должны были бы получить более точные цифры. Мы охватили весь район, в пределах которого держится молодь, покрыв сеткой станций весь Северный Каспий, тогда как Чугунов обследовал только предустьевое пространство Волги. Кроме того, работа Чугунова основана на неправильном допущении приблизительно равномерного распределения молоди в принятых им зонах предустьевого пространства. Наши работы показывают, что равномерного распределения в предустьевом пространстве нет. Молодь распределяется отдельными концентрациями и к учету ее следует подходить иначе, учитывая молодь диференцированно в концентрациях и в распыленном состоянии.

Учитывая всю молодь в Северном Каспии, мы имеем возможность приблизительного контроля правильности получаемых результатов. Если подсчитать количество молоди на площади Северного Каспия в двух соседних промежутках времени, мы теоретически должны получить сравнительно сходные цифры (конечно, с поправкой на естественный отход), так как молодь не выходит за пределы Северного Каспия. Эта сходность цифр в двух временных разрезах может быть критерием реальности получаемых нами цифр.

Молодь воблы подсчитана в июле и августе. В июле мы получили цифру 500 млн., а в августе—300 млн. штук.

Эти цифры, несомненно, не представляют действительного урожая воблы, так как значительно ниже вылавливаемых количеств взрослой воблы. Само различие этих цифр—500 и 300—показывает, что есть грех в подсчете. Остается гадать, почему мы здесь не получили действительных цифр, отражающих урожай. Выяснить это удается на основании работ Танасийчук (13) и Егоровой (1).

На одной из диаграмм в их работе показаны уловы сеголетков воблы, полученные на одной суточной станции через каждые 4 часа. Выявляется очень интересная картина. Максимум улова приходится на 12 часов дня, в 4 часа дня улов понижается, в 8 часов вечера улов очень мал. Минимальный улов приходится между 4 и 8 часами утра и к 12 часам дня следующего дня улов опять поднимается почти до максимума.

Распределение планктона в Северном Каспии нам недостаточно известно, но все же мы знаем, что планктон ночью мигрирует в верхние слои воды, днем же спускается книзу. С сеголетками

воблы, очевидно, происходит то же самое — молодь воблы, повидимому, предпринимает активные вертикальные миграции. Отсюда следует, что молодь воблы не держится в придонном слое воды, а в достаточно больших количествах распространена в верхних слоях. Облов придонной молоди воблы не дает цифры всего урожая. Это указывает на необходимость изменения методики учета молоди воблы. В августе вобла, повидимому, ведет себя иначе, чем в июле, — может быть в связи с большим прогревом воды она больше, чем в июле распределяется в верхних слоях воды.

Таким образом, мальковый оттер-трал как орудие придонного лова мало пригоден для учета количества молоди воблы.

По лещу получаются результаты несколько иного характера. В июле, когда основная масса молоди леща уже отошла в море, мы получили цифру урожая в 200 млн., в августе—190 млн. и в сентябре — около 144,5 млн. штук. Сходство цифр для июля и августа показывает, что по лещу получаются более реальные цифры, чем по вобле, и полученные нами цифры урожая его молоди дают более верное отражение действительного урожая этого года, чем у воблы. Исходя, с одной стороны, из близости этих взаимоконтролирующих цифр друг к другу, с другой стороны, из их сравнительно небольшой тенденции к уменьшению, я думаю, что цифры являются достоверными, так как здесь отход молоди наблюдается, так сказать, на глазах. Кроме того, эти цифры не стоят в таком резком противоречии с размерами уловов промысловых возрастов, как у воблы. При этом нужно учесть, конечно, что промысловые уловы охватывают несколько возрастных категорий и один возраст, преобладающий в данный год (у леща 4-летки или 3-летки), составляет только около 45% улова. Учитывая молодь, мы имеем только один этот год. Таким образом, одногодовое поколение должно определять собой лишь не более половины улова того года, в котором данное поколение дойдет до взрослого состояния. Следует учесть также, что применяемые нами орудия лова не берут всей молоди на площади облова, и части молоди, несомненно, удается избежать поимки.

Проделанные нами работы заставляют подчеркнуть необходимость детальнейшего изучения биологии молоди. Колебание уловов на суточной станции показывает с совершенной ясностью, что невозможно подойти к учету молоди и получить точные цифры без основательного знания биологии молоди. Здесь исследование биологии является основой, а учет является лишь следствием из этой большой работы. Нельзя ставить работу по учету, а надо ставить работу по биологии, учет же является выводом из этой работы.

Все изложенное может быть резюмировано следующим образом:

1. В 1934 г. на Каспии поставлены широкие мальковые работы, впервые охватившие весь Северный Каспий повторяющейся сеткой станций.

2. Работы преследовали задачу установления закономерностей распределения и миграций сеголетков молоди рыб основных промысловых видов. Попутно были собраны также материалы по морфологии и систематике мальков каспийских сельдей.

3. Установлено, что сеголетки воблы и леща появляются в море в виде больших косяков (концентраций), перемещения которых могут быть прослежены в течение всего летне-осеннего сезона. Сеголетки судака сначала не образуют больших концентраций.

4. Сеголетки воблы мигрируют в западной части Северного Каспия по двум основным направлениям. Основная масса, продуцируемая средней и восточной частями дельты Волги, передвигается в июне к югу, к району Ракушечной банки, в июле—на запад, вдоль края северокаспийского мелководья, проходя между свалом к Среднему Каспию и юго-западным концом Уральской бороздины, и в августе

распыляется по широкому мелководью с севера от Мангишлака-Бузачи. На этом мелководье, повидимому, происходит откорм молоди. С августа начинается обратный ход молоди на северо-запад и север тем же мелководным перешейком. С конца сентября наблюдаются осенние концентрации перед восточной частью устья Волги. Другая группа сеголетков воблы, продуцируемая юго-западной частью дельты и западным побережьем Северного Каспия, передвигается в течение июля—августа к югу, доходя до острова Чечень, а в сентябре возвращается к западному мелководью Северного Каспия в район Бирюзяка-Лагани.

5. В восточной части Северного Каспия сеголетки воблы мигрируют от устьев Урала и Эмбы к югу и юго-западу, доходя до Уральской бороздины и, возможно, обходя ее с востока. Концентрации мальков против устья реки Эмбы в 1934 г. были больше, чем против устья реки Урала.

6. Сеголетки леща также представлены двумя группами, бо̀льшая из которых продуцируется собственно дельтой Волги, меньшая—Лагано-Бирюзякским прибрежьем. Первая группа мигрирует на восток и до Забурунья, не выходя за пределы мелководного и сильно опресненного предустьевого пространства. Вторая группа мигрирует вдоль западного берега.

7. Учет урожая молоди должен базироваться на повторном облове установленных нами концентраций молоди орудиями лова, процеживающими весь столб воды от дна до поверхности. Обезличенное распространение цифр среднего улова малькового оттер-трала на географическую площадь предустьевого пространства, проделанное в предыдущие годы, не может дать реальных результатов. Необходимо оконтуривание распределения молоди и замена малькового оттер-трала (или дополнение его) другим орудием лова.

ЛИТЕРАТУРА

1. Т. Егорова, Скат и распределение молоди леща в предустьевом пространстве Волги в 1934 г. (рукопись). — 2. Fr. Müller., Für Darwin, 1862. — 3. Я. Недошивин, Опыты искусственного оплодотворения каспийских сельдей. Сб. в честь Книповича, 1927. — 4. Т. Перцева, Нерест, икринки и мальки рыб, собранные в Мотовском заливе, Тр. ВНИРО, т. IV, в. 2., 1938. — 5. Т. Расс, Работы группы по изучению икры и мальков, Доклад 1-й Сессии ГОИН, № 5, 1933. — 6. Т. Расс, Нерест мойвы (Mallotus villosus) Баренцова моря, Тр. Гос. океаногр. инст., т. IV, в. I, 1933. — 7. Т. Расс, Нерест, икра и мальки промысловых рыб Баренцова моря, ж. Кар-Мурм. край, № 3—4, 1934. — 8. Т. Расс, Закономерности в строении икринок и мальков рыб в северных водах, Докл. Акад. Наук, т. II, № 8—9, 1935. — 9. Т. Расс и Т. Перцева, Сводка данных о нересте, икре и мальках рыб Северного Каспия (печат). — 10. Smitt, Scandinavian fishes, II, 1895. — 11. М. Сомов, Работы по изучению условий тралового промысла. Сб. в честь Книповича, 1927. — 12. Е. Суворов, Л. Вадова и А. Сынкова, Биология мойвы, Тр. ЛИХИ, т. II, 1931. — 13. В. Танасийчук, Скат и распределение молоди воблы в 1934 г. (печать). — 14. Н. Халдинова, Развитие волжской сельди Caspialosa volgensis. Рукопись. — 15. Н. Чугунов, Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района, Тр. Астр. рыбохоз. ст., т. VI, в. 4, 1928.

INVESTIGATIONS ON THE FISH-FRY IN THE NORTHERN PART OF THE CASPIAN SEA

by Th. S. Rass

Institute of Marine Fisheries a. Oceanography, Moscow

Summary

1. In the year 1924 some extensive fish-fry investigations were carried out in the Caspian Sea, being the first which embraced the whole North Caspian by means of a widespread group of stations.

2. The purpouse of the above investigations consisted in ascertaining the regularities of distribution and migration of the fry (O-stage) of those

fishes which are of main economic importance. At the same time there were collected materials on the morphology and taxonomy of the fry of Caspian herrings.

3. It was established that the fry of Rutilus rutilus caspicus and that of Abramis brama appear in the sea as large shoals (aggregations), the movements of which from one place to another may be followed during the whole season (fig. 1 a-d and fig. 3 a-d).

From the very beginning the fry of Lucioperca lucioperca does not form any large aggregations (fig. 5a-d).

4. In the western part of the North Caspian the fry of R. rutilus caspicus migrates in two principal directions (fig. 2). In June the bulk of it, born in the middle and eastern parts of the delta of Volga journeys southwards into the region of the Rakushetchny Rank, in July-westwards along the border of North Caspian shallow waters, passing between the steep slope toward the Middle Caspian and the South-Western and of the Ural furrow and being dispersed in August throughout the wide stretch of shallow waters from the North from Mangishlak-Buzatchi. In those shallow waters the fattening of the frey seems to take place. From August the latter is seen to return to the North-West and North through the same shallow water space. From the end of Septemper autumnal aggregations before the eastern part of the mouth of the Volga can be observed. The other group of the vobla's fry, born in the south-western part of the delta and southern coastal waters of the North Caspian moves southwards during the months of July and August, reaching the Chechen to return in September into the Western shallow waters of the North Caspian, to the Birjyziak Lagan region.

5. In the eastern part of the North Caspian the fry of R. rutilus caspicus migrates from the mouths of the Ural and Emba rivers southwards and south-westwards as far as the Ural furrow, turning it, possibly, round from the East. Aggregations of the fry opposite the mouth of the Emba in 1934 were larger than opposite that of the Ural river (fig. 1).

6. The fry of A. brama are also represented by two groups the larger of which is produced, properly speaking, in the delta of the Volga, while the smaller originates from the Lagan-Birjyziak littoral (fig. 3a).

The former group migrates eastwards and as far as Zaburunie, without passing beyond the confined of the foremouth space of shallow and strongly freshened water. The latter works its way along the western coast (fig. 4).

7. The census of the fry must based upon repeated catches of aggregations, established by us, by means of fishing apparatus filterating the whole column of water from the bottom up to the surface. A more detailed representation of the fry distribution is necessary as well as the use of some new fishing apparatus instead of the fry otter-trawl or conjointly with it.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 4

КОЛОНИАЛЬНОЕ ГНЕЗДОВАНИЕ КАЙР И ФАКТОРЫ, ВЫЗЫВАЮЩИЕ ГИБЕЛЬ ЯИЦ И ПТЕНЦОВ

(По наблюдениям на острове Харлов, Восточный Мурман)

Ю. М. Кафтановский

Из Зоологического музея МГУ

Широко распространенное среди птиц явление колониального гнездования особенно характерно для отряда чистиковых птиц (Alciformes), а из них—для кайр, которые составляют обычно главную массу населения северных птичьих базаров.

Огромные колонии кайр с их крупными вкусными яйцами имеют и промысловое значение. Не удивительно поэтому, что изучение этих своеобразных и интересных как в теоретическом, так и в практическом отношении птиц издавна привлекало внимание исследователей.

Однако вопрос о биологическом значении колониального гнездования кайр оставался недостаточно ясным. В своей работе я попытался путем количественного изучения смертности птенцов подойти к этой интереснейшей проблеме. Полученные мной данные следует рассматривать как предварительные, подлежащие дальнейшей проверке и уточнению. Крайне интересно было бы сделать аналогичные работы на других колониальных гнездованиях: колониях чаек, крачек, бакланов, цапель, грачей, дроздов и т. п.

Мои наблюдения были начаты 23 мая и закончены 5 сентября 1937 г. Руководил работой проф. А. Н. Формозов.

Кладки кайр были уже в первых числах мая, поэтому начала гнездового периода я не застал; конец же его—спуск птенцов на воду—прослежен полностью.

Лето 1937 г. было исключительно теплым и ясным, в отдельные дни температура доходила до 25°, дождей не было. Повидимому, такое лето было благоприятно для птиц в отношении их кормовой базы; в районе острова держались все время большие стаи песчанки и других мелких рыб; был массовый подход трески и пикши. Это обстоятельство следует особенно подчеркнуть, так как в условиях Арктики неблагоприятные условия года могут очень резко отразиться на размножении птиц и в отдельных случаях привести к негнездованию (non-breeding), как это было отмечено, например, в 1933 г. в Восточной Гренландии для полярной совы, поморника, бургомистра и других птиц.

Остров Харлов расположен против становища Харловка, в 170 км к востоку от Кольского залива и всего в $2^1/_2$—3 км от материка. Длина острова не превышает 3 км. Остров покрыт скудной, преимущественно тундровой растительностью. Птичьи базары сосредоточены на северном берегу, который круто обрывается в открытое море. Базары располагаются по узким ущельям и трещинам, глубоко вдающимся внутрь острова.

Снизу в ущелья обычно входят узкие морские заливы. Птицы заселяют отвесные, достигающие 50 м высоты стены этих щелей, используя малейшие выступы.

Базарам свойственна определенная закономерность в распределении птиц, подмеченная еще Naumann. Самая верхняя часть базара, где камень сменяется слоем торфянистой почвы, занята норами тупиков или топориков (Fratercula arctica L.). Ниже их, в каменистых трещинах и углублениях скал гнездятся гагарки (Alca torda L.). Главная часть базара—отвесная стена—усыпана кайрами и моевками, которые составляют основную массу населения базара.

Кайры устраиваются охотнее всего на длинных горизонтальных карнизах, откладывая свое единственное яйцо прямо на голый камень без всякой подстилки. При отсутствии карнизов кайры кладут яйца на отдельные мелкие уступы, иногда очень узкие, так что кайра, насиживая яйцо, прижимается грудью вплотную к стене и вынуждена держать клюв все время повернутым на бок или поднятым вверх. Минимальная ширина такого уступа 12—15 см. Удобнее всего горизонтальные уступы с небольшим наклоном (приблизительно до 5—7°), так как грушевидное яйцо кайры скатывается не так легко, как скатилось бы яйцо другой формы. Большое значение имеют здесь и мелкие углубления и шероховатости камня, способствующие сохранению яйца.

Кайры представлены на острове двумя видами: толстоклювой (Uria lomvia L.) и тонкоклювой (Uria aalge Pontopp).

Последняя более многочисленна и заселяет обычно более удобные крупные карнизы, оттесняя толстоклювую на окраины карнизов или на мелкие уступы. Общие запасы кайр составляют приблизительно 3 000 пар. Моевка (Rissa trydactila L.) занимает как большие широкие выступы, так и небольшие, часто совершенно ничтожные, искусно налепляя на них свои крупные прочные гнезда. Группы моевок поселяются обычно вперемежку с колониями кайр. Вокруг базаров располагаются часто колонии серебристой чайки (Larus argentatus L.) с вкрапленными кое-где гнездами большой морской чайки (Larus marinus L.).

I

Откладка яиц. Являясь настоящими океаническими птицами, кайры проводят на базарах только свой гнездовой период; закончив размножение, они отплывают в море и не возвращаются до будущей весны. К моменту начала моей работы—23 мая гнездование было уже в разгаре. Базары были покрыты кайрами, успевшими уже отложить свои яйца. Некоторые яйца были уже насижены, как говорят местные жители, «запарены». Одновременно продолжались спаривания кайр. Необычайный шум и оживление базара в это время трудно поддаются описанию. Меня чрезвычайно поразило непонятное на первый взгляд стремление кайр устраиваться для насиживания густой кучей, вплотную друг к другу. На густо заселенных карнизах происходят жестокие драки из-за мест. Дерущиеся кайры действуют своим крепким, острым клювом, как копьем, нанося друг другу весьма чувствительные удары. При этом их постоянное хриплое «арра-арра» переходит в громкий, негодующий крик: «арррр».

Садящаяся на такой карниз кайра подвергается ожесточенной атаке со стороны соседок и вынуждена пробираться к своему яйцу, высоко поднимая голову, чтобы спасти ее от сыплющихся со всех сторон ударов. Часто она не выдерживает такого приема и слетает обратно с тем, чтобы, сделав несколько широких кругов над морем, возобновить попытку вернуться на карниз. В то же время соседние уступы, вполне пригодные для гнездования, оказываются совершенно пустыми.

Насиживание. Насиживание продолжается, по данным С. К. Красовского, 30—35 дней. Участие в насиживании принимают оба пола, что можно установить хотя бы по наличию у самца и самки наседного пятна. Это же явствует из диаграммы (рис. 1), составленной на основании суточного наблюдения за двумя парами кайр. Первые дни кайры насиживают с перерывами, часто улетая и оставляя яйцо по 10—20 минут. Начиная с 5—7-го дня, птицы сидят уже очень крепко. Устраиваясь насиживать, кайра подсовывает под яйцо свои перепончатые лапы, тщательно укладывает на них яйцо клювом и садится, закрывая яйцо спереди перьями на груди.

Во время насиживания кайры становятся весьма мало пугливыми. Особенно это относится к толстоклювым кайрам, которые позволяют даже дотрагиваться до себя рукой. При сборе кайровых яиц промышленникам приходится буквально сталкивать кайр с их яиц. Проводя кольцевание, мы иногда ловили толстоклювых кайр прямо руками, в то время как не имеющие яиц кайры слетают часто тотчас же при появлении человека на базаре, и их редко удается поймать даже специальной петлей на палке.

Для кормежки насиживающая птица обычно летит на море, оставляя яйцо на попечение другого родителя. Однако часто этот

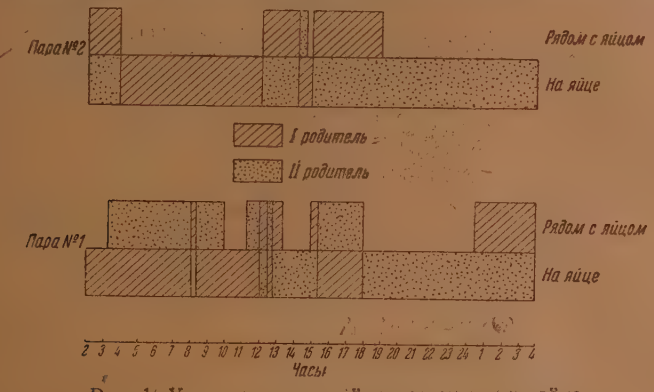


Рис. 1. Участие родителей в насиживании яйца

последний сам приносит корм для насиживающей кайры, и забавно бывает наблюдать, как прилетевшая птица подсовывает тонкую серебристую песчанку к клюву насиживающей, а эта последняя отказывается от угощения.

II

Птенцы. Вылупление птенцов из толстой, прочной скорлупы яйца часто занимает 1—2 суток. Появившиеся на свет птенцы Uria lomvia весят в среднем 71,5 г, птенцы Uria aalge—73,3 г.

Птенцы покрыты темносерым пухом, с легким рыжеватым оттенком у Uria lomvia. Этот плотный, густой, довольно жесткий пух напоминает скорее шерсть, сильно отличаясь от мягкого нежного пуха птенцов чистика, которые гнездятся в глубоких расщелинах. Для кайрят, живущих на голой открытой скале, именно такой жесткий пух оказывается более полезным, предохраняя птенца не только от холода, но и от ветра. Птенцы снабжены желточным мешком и большим яйцевым зубом, который, медленно уменьшаясь в размерах, сохраняется обычно до момента слета птенца на воду.

Выкармливание. Родители кормят птенцов рыбой, причем иногда дают им таких крупных рыбок, что птенцы не в состоянии проглотить их, тогда хвост рыбки торчит изо рта птенца до тех

пор, пока голова не переварится. Переваривание совершается вообще весьма быстро, поэтому изучение питания кайр является делом довольно трудным — желудки вскрытых птенцов и взрослых птиц оказываются пустыми или содержат совершенно неопределенные остатки. Некоторый материал по питанию удалось получить, собирая на карнизах принесенных кайрами и почему-либо не съеденных рыб. Вот эти данные.

По Uria aalge

Песчанка (Ammodytes tobianus L.)	156	штук,	80,3%
Сельдь (Clupea harengus L.)	32	«	16,2%
Мойва (Mallotus villosus Müll)	6	«	3,0%
Мальки тресковых (Gadidae)	1	«	0,5%
	198	штук,	100,0%

По Uria lomvia

Песчанка (Ammodytes tobianus L.)	31	штука,	86,1%
Сельдь (Clupea harengus L.)	3	«	8,3%
Мальки тресковых (Gadidae)	1	«	2,8%
Gymnacanthus tricuspis Renich	1	«	2,8%
	36	штук,	100,0%

По Uria sp. (собрано на смешанных колониях)

Песчанка (Ammodytes L.)	67	штук,	77,9%
Сельдь (Clupea harengus L.)	17	«	19,8%
Мойва (Mallotus villosus Müll)	2	«	2,3%
	86	штук,	100%

Оба вида кайр питаются в общем одними и теми же видами рыб, и их совместное существование возможно лишь благодаря огромным, практически неисчерпаемым запасам пищи. В бедные рыбой годы эти отношения возможно нарушаются, и кайры вступают в конкурентную борьбу.

В других частях ареала кайры питаются иными видами. Так, A. C. Bent (1919) указывает, что у берегов Нью-Фаундленда и Лабрадора Uria aalge питается мойвой, салакой, сардинами, анчоусами, мальками сельди и других крупных рыб, а также мелкими ракообразными. По данным С. К. Красовского (1937), на Новой Земле толстоклювые кайры выкармливают птенцов исключительно рыбой: мойвой, молодью трески, Aspidophoroides olricii Luthen.

М. А. Мензбир пишет, что кайры питаются мелкой рыбой и ракообразными. По Naumann (1905), кайры ловят маленьких рыбок, ракообразных, червей и, «как говорят» (!), двустворчатых моллюсков. На острове Гельголанде Naumann был очевидцем выкармливания птенцов Uria aalge песчанкой (Ammodytes tobianus L.). В районе Гаммерфеста Collet (из Naumann) наблюдал ловлю кайрами (Uria aalge) мелких селедок. Hartley and Fischer (1936), вскрывшие на западном Шпицбергене желудки кайр (уже после гнездования), обнаружили в них исключительно ракообразных: Thysanoessa inermis (из Euphausidacea) и Spirontocaris gaimardii (из Decapoda). Таким образом, все почти авторы, лично наблюдавшие кайр, видели только питание рыбой. Исключение составляют наблюдения Hartley and Fischer, но они, повидимому, относятся к негнездящимся кайрам.

Питание беспозвоночными в течение гнездового периода оказывается весьма сомнительным и во всяком случае главным объектом питания кайр в это время являются мелкие мас-

совые пелагические рыбы и мальки крупных рыб. Такого рода резкая стенофагия и исключительно морское питание очень характерны для базарных птиц; все они должны быть приспособлены к рыбной диэте, и среди них мы почти не встречаем эврифагов. Даже мосвка, принадлежащая к отряду чаек, большинство которых является совершенно всеядными, питается, по данным В. М. Модестова, исключительно мелкой рыбой и креветками. В условиях севера суша и даже морская литораль не могут прокормить столь огромные колонии, какими являются базары. Только несметные массы пелагических рыб и беспозвоночных дают базарным птицам достаточную кормовую базу. «Освоение» пелагиали достигается разными видами по-разному. Кайры с их способностью к нырянию используют значительную толщу воды. Неспособные нырять моевки могут ловить добычу только с поверхности; этот недостаток компенсируется у них способностью к дальним полетам и, следовательно, очень широким радиусом действия.

Развитие птенцов и спуск их на воду. Недостатка в пище птенцы, повидимому, не испытывают. Это видно хотя бы из того, что весь наш материал по питанию получен путем сбора принесенных, но не съеденных рыб, что могло быть лишь при изобилии пищи. Обильно питаясь, они быстро растут и через 20—25 дней достигают веса 250 г, одеваясь мягким переходным пером; пух остается только участками на голове и шее. В таком виде кайренок готов к критическому моменту — спуску на воду. Побуждаемый криками родителей, кайренок долго стоит на краю карниза, пока, наконец, не решится броситься вниз. В момент прыжка он расправляет свои крошечные с короткими перьями крылышки и несоразмерно большие перепончатые лапы; быстро двигая крыльями, птенец уменьшает быстроту падения. Однако, падая с 50—60-метровой высоты, кайренок не в состоянии хорошо спланировать и падает на грудь. При этом кайренок может угодить или прямо на поверхность моря, или на камни у подножия базара. В первом случае кайренок не испытывает никакого потрясения и тотчас же плывет от берега. Хуже бывает, если птенец падает с размаху на камни. Часто после такого удара птенец остается оглушенный на месте и отлеживается полчаса и больше. Однако спуска со смертельным исходом мне видеть не приходилось. Здесь имеет значение, повидимому, небольшой вес птенца и его плотное оперение, смягчающее удар. Отдохнув, кайренок продолжает путь к морю. Прыгая с камня на камень и несколько раз отдыхая, он добирается, сохраняя все время молчание, до моря и, как бы подумав с минуту, бросается прямо в белую пену прибоя. С изумительной ловкостью работая лапакми или ныряя с помощью крылышек, птенец выбирается из бушуюшего прибоя на более спокойную поверхность моря и в ту же минуту раздается его необычайно громкий и пронзительный писк («филип, филип»). Тотчас же его окружают плавающие тут же кайры.

С громкими, хриплыми «арраарра» они вертятся и беспрестанно ныряют вокруг птенца. Очевидно, среди них находятся и его родители.

Тот факт, что обычно крикливый птенец опускается со скалы в полном безмолвии, представляется мне весьма важным. Дело в том, что громкий крик во время спуска привлек бы внимание хищников — чаек. Родители-кайры, столь неуклюжие на земле, бессильны были бы в это время помочь своему птенцу. Наоборот, на воде громкий крик птенца помогает родителям отыскать его и взять под свое покровительство. Такой инстинкт птенца мог появиться лишь в результате длительного отбора.

Во время массового спуска птенцов (начало августа) на море возле базаров постоянно теснятся стаи громко кричащих кайр. Этот несмолкаемый крик, повидимому, стимулирует спуск птенца на воду. 3 августа нами были взяты для фотографирования четыре уже совершенно готовых к спуску птенца. Они отчаянно вырывались из рук, пытаясь добраться до моря, где собралась крикливая компания кайр. Перенесенные на несколько сот метров от базара, куда не доходил крик кайр, и высаженные на камень у самого берега, птенцы сразу успокоились и, не пытаясь спуститься в море, дали себя сфотографировать. Лишь один из птенцов через несколько минут решился прыгнуть в море. Остальные же были возвращены нами на свой карниз и, привлекаемые криком взрослых, в ту же минуту бросились вниз к морю и благополучно его достигли.

Дальнейшее развитие птенца происходит далеко в открытом море. В стаях кайр, которые можно было наблюдать с берега в хороший бинокль, я при самом тщательном наблюдении не обнаружил присутствия птенцов. К сожалению, жизнь кайр в открытом море до сих пор не изучена. Дальнейший рост и развитие птенца, появление способности летать, наступление половой зрелости еще никем не прослежены.

III

Гибель яиц и смертность птенцов. Своеобразные особенности биологии размножения кайры заставляют разделить онтогенез этой птицы на два, экологически резко отличных периода; 1) период пребывания яйца, а затем птенца на скале и 2) период пребывания птенца в море.

Первый период. Даже поверхностное наблюдение базара убеждает в том, что серьезным врагом кайр являются чайки: серебристая (Larus argentatus L.) и большая морская (Larus marinus L.). По краям базара всегда держится несколько этих крупных красивых птиц. Они стоят или прохаживаются и, заглядывая все время вниз, внимательно следят за базаром. Стоит кайре или моевке оставить на минуту свое яйцо, как чайка бросается и схватывает его клювом. Унесенное яйцо немедленно уничтожается тут же на краю базара. Чаще всего чайка разбивает яйцо и съедает содержимое. В некоторых, особенно излюбленных чайками местах вся почва покрыта разбитыми скорлупами. Иногда чайка глотает яйцо целиком, в ее широкую глотку свободно проходит даже крупное яйцо кайры. Скорлупа заглоченного яйца выходит с погадкой. По данным В. М. Модестова, скорлупу яиц содержали 52,3% погадок Larus argentatus L., собранных у базаров в течение мая—июня. Позднее, когда у кайр вылупляются птенцы, чайки начинают таскать и их. Птенцов чайки также обычно заглатывают целиком.

Для точного изучения смертности в первый период были выбраны определенные, строго ограниченные участки базаров (по 20—50 птиц на каждый) и ежедневно или через день, а к концу работы— через 2 дня составлялся их схематический план, на который условными знаками наносились яйца и птенцы. Таким образом удавалось не только подсчитывать общее количество яиц и птенцов, но и регистрировать их ежедневную убыль и появление новых яиц. Результаты подсчетов сведены ниже.

Подсчеты охватили время с 6.VI по 13.VIII—до момента спуска всех птенцов на воду. Начало гнездового периода (первые кладки были уже в мае) охватить наблюдениями, к сожалению, не удалось.

Резкая разница в проценте смертности на разных участках объясняется различиями в характере заселения кайрами этих участков. Участки 2, 3 и 5, а в особенности 1 представляют собой широкие,

горизонтальные карнизы, заселенные чрезвычайно плотно. Кайры здесь сидели вплотную, касаясь друг друга. Участки 6, 7 и 8—большие отвесные скалы, покрытые множеством мелких уступов, на которых ютятся отдельные мелкие кучки кайр или одиночные особи,—

№ участка для наблюдения	Общее количество отложенных яиц	Общее количество погибших яиц и птенцов	% смертности
1	53	4	7,5
2	37	9	24,3
3	19	6	31,6
5	44	14	31,8
6	29	22	75,9
7	90	64	71,0
8	28	25	89,3

участки заселены «диффузно». Непосредственные наблюдения показывают, что чайки, которые на глазах у наблюдателя воруют яйца с мелких диффузных колоний, не решаются нападать на большие плотные колонии. Здесь ярко выступает явление колониальной самозащиты кайр. Однако эта самозащита осуществляется у кайр иначе, чем у других колониальных птиц. Так, например, мелкие чайки, крачки, еще издали завидев хищника, всем скопом бросаются на него и отгоняют от колонии. Мне приходилось на базарах быть свидетелем такого рода самозащиты: при появлении какой-то хищной птицы (повидимому, сапсана или кречета) вся масса базарных моевок бросалась на нее и прогоняла прочь. Кайры в таких контратаках никогда не принимали участия, это и понятно: короткие крылья и хвост делают их полет быстрым, но неповоротливым и всегда прямолинейным; кайры совершенно неспособны к воздушному бою, поэтому самозащита кайр осуществляется только на скалах и может быть действительна лишь при наличии достаточной плотности колонии. Таким образом, колониальное гнездование оказывается для кайр несомненно полезным.

Наблюдения над мелкими колониями еще раз подтверждают этот вывод. Колонии, состоящие менее чем из десятка пар кайр, обычно полностью уничтожаются чайками. Эту картину их уничтожения можно видеть из следующих данных:

Дата	Количество яиц на участке			
	9	10	11	12
31.V	2	4	3	?
1.VI	1	?	3	?
2.VI	0	3	2	?
3.VI	2	2	2	?
5.VI	4	?	0	?
9.VI	0	9	0	?
11.VI	0	?	0	3
14.VI	0	?	?	1
15.VI	0	?	?	3
16.VI	0	?	?	0
20.VI	0	?	1	0
27.VI	0	4	0	0
30.VI	0	0	0	0

Аналогичные данные о значении колониальности и о вымирании мелких колоний получены В. М. Модестовым для другого базарного вида — моевки. Часть данных по смертности кайр изображена на кривых (рис. 2). Жирная линия изображает общее количество яиц или птенцов на участке, вверх и вниз от нее отложены соответственно вновь снесенные и погибшие яйца. Кривые показывают, что

на плотных участках убыль яиц очень невелика, на диффузных же она много больше; высокий уровень кривой поддерживается здесь лишь благодаря откладке новых яиц другими кайрами. На кривых заметно также, что наибольшая смертность приходится на первые дни насиживания, что объясняется тем, что в первые дни кайры насиживают яйца с перерывами, и хищные чайки легче могут улучить момент украсть яйцо.

Нападения чаек объясняют нам ту необыкновенную «доверчивость», которая свойственна насиживающим кайрам. Если бы кайры слетали с яйца при каждой опасности, то огромное большинство яиц погибло бы.

Наряду с хищничеством чаек есть и другие факторы смертности, но они имеют гораздо меньшее значение.

Некоторое количество яиц гибнет, падая с уступов. Однако эта гибель наблюдается главным образом на неудобных, наклонных карнизах. Из некоторых яиц, повидимому, болтунов, птенцы не вылупляются. Возможно, что часть их не является в действительности

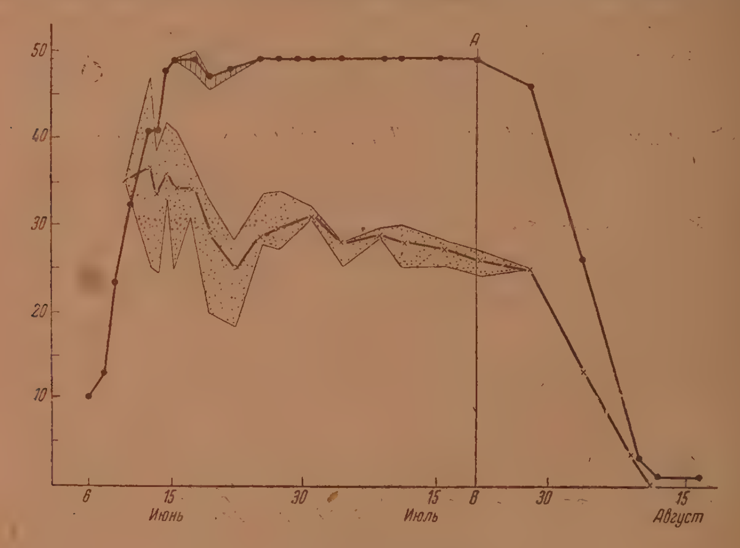


Рис. 2. Кривые гибели яиц и птенцов
— · — · участок № 1
+—+— участок № 7
Вертикальная черта *A—B* отмечает момент начала спуска птенцов на воду

болтунами, а зародыш гибнет от недостатка воздуха, так как к концу насиживания яйцо иногда покрывается толстым слоем налипшего и высохшего помета. Впрочем, мне приходилось видеть вылупление птенцов и из таких, густо облепленных пометом яиц.

По всем участкам, на которых велось наблюдение, птенцы не вылупились из 1,3% яиц.

Гибель птенцов на самих утесах от холода, болезней и других причин невелика, составляя около 2,3%. Паразитами птенцы заражены незначительно. Четыре вскрытых мной птенца, повидимому, не содержали внутренних паразитов. Из эктопаразитов многочисленны клещи (Ixodes putus P. Camb.), 100% птенцов было заражено ими в начале июня; клещи сидели чаще всего на лапках птенцов, особенно на перепонках между пальцами, иногда до 15 штук на одном птенце. Однако, насосавшись, все клещи отвалились, и 22 июня, осмотрев более сотни птенцов, я нашел только одного клеща.

Реже встречались пухоеды (Philopterus sp.[1]), они имелись далеко не у всех птенцов. Вообще, как мне кажется, паразиты, несмотря на крайнюю скученность на базарах, не являются фактором, ограничивающим численность кайр. Впрочем, этот вывод необходимо еще проверить.

Главный же фактор смертности в первый период жизни кайр — это несомненно хищничество крупных чаек — Larus marinus L. и Larus argentatus.

Второй период. Что касается второго периода, то точных данных о смертности птенцов в это время у меня нет по вполне понятной причине: жизнь выводков в открытом море, далеко за пределами видимости с берега не могла быть мной прослежена. Приведу только несколько случайных отрывочных наблюдений. Гибели птенцов от неудачного спуска я не видел. В начале августа, когда спускалась основная масса птенцов, я неоднократно специально осматривал подножия самых высоких базаров и ни разу не нашел трупов разбившихся птенцов.

28 июля я наблюдал над морем Larus marinus, которая пыталась унести на сушу мертвого кайренка, повидимому, только что спустившегося. 10 августа я вторично был свидетелем нападения Larus marinus на птенца при спуске, но здесь птенец успел доплыть до группы кайр, и хищник, сделав большой круг над ними, улетел прочь. Повидимому, и на море некоторый процент кайр гибнет от разбоя крупных чаек.

IV

Промысловое использование кайр — сбор ее яиц — может иметь немаловажное значение в условиях нашего севера, где затруднительно разведение домашних птиц. Однако малая плодовитость кайр заставляет относиться к этому промыслу с большой осторожностью.

Размеры промысла можно определить, исходя из потенциала воспроизведения кайр и их естественной смертности, которые должны быть точно установлены последующими исследованиями.

Я считаю возможным сделать пока лишь следующие ориентировочные расчеты.

По моим наблюдениям на утесах всегда находятся не участвующие в размножении холостые кайры. Количество их составляет около трети общего количества. Неполовозрелых кайр — они отличаются по окраске, я не наблюдал на утесах, повидимому, они остаются в море. Соотношение полов у кайр, по Красовскому, равно 2♂:1♀.

Проведенный нами небольшой отстрел дает примерно те же цифры: по Uria aalge — 25♂:11♀, по Uria lomvia — 8♂:4♀.

Поэтому избыточную, не участвующую в размножении треть птиц можно отнести к холостым, не нашедшим пары самцам. Эти данные позволяют вычислить потенциал воспроизведения кайр по формуле Чэпмана:

$$z = f \cdot s \cdot 1 = 0{,}33.1.1 = 0{,}33.$$

Эта цифра дает нам лишь верхний предел плодовитости кайр, здесь не введен коэфициент половозрелости самок, числовое значение которого нам пока неизвестно.

Сравнивая этот, заведомо преувеличенный результат вычисления потенциала воспроизведения с детской смертностью за один только первый период (см. таблицу), мы убеждаемся, что реальное увели-

[1] Определение произведено сотрудниками Зоологического музея Академии Наук Б. И. Померанцовым (клещи) и Д. И. Благовещенским (пухоеды). Пользуюсь случаем выразить этим лицам свою глубокую благодарность.

чение популяции могло происходить, повидимому только на участках 1, 2, 3 и 5.

Как я уже указывал, именно эти участки являются плотными, густо заселенными колониями, на них ощутительно сказывается коллективная самозащита кайр. Участки 6, 7 и 8 обречены на вымирание и могут поддерживаться лишь за счет вселения кайр из плотных колоний, являющихся как бы естественными резерватами кайр.

Таким образом, плотное колониальное гнездование оказывается для кайр не только полезным, но и необходимым. Этот факт вполне объясняет нам удивительное на первый взгляд стремление кайр устраиваться для насиживания обязательно плотной густой кучей, так как только такое гнездование обеспечивает кайрам сохранение их потомства. Прав был С. А. Бутурлин, который еще в 1901 г. писал, что кайрам свойственно «чувство полнейшей безопасности, проистекающее из их колониального образа жизни». Инстинкт колониального гнездования кайр возник в результате длительного отбора, главным отбирающим фактором которого была, несомненно, деятельность хищников. Отбор этого совершался и совершается весьма интенсивно: поселившиеся разрозненной колонией кайры из года в год лишаются потомства, и с их смертью начинавшаяся колония исчезает. Таким образом, неблагоприятные изменения инстинкта отметаются здесь уже в течение одного поколения.

Многие другие особенности поведения кайр в гнездовой период также сложились под действием того же отбирающего фактора — хищничества чаек. Свойственное кайрам очень крепкое насиживание является защитой от хищничества, возникщей в результате отбора. Таким же путем образовались и сложные инстинкты, руководящие птенцом при спуске на воду.

Как я уже отмечал в начале работы, на диффузных и мелких колониях и на окраинах крупных преобладает толстоклювая кайра. Наоборот, крупные колонии на более удобных карнизах составлены в основном тонкоклювой (Uria aalge). Это объясняется, повидимому, тем, что более крупная и сильная Uria aalge (вес 1052 г) вытесняет с лучших мест более мелкую Uria lomvia (вес 967 г). Толстоклювой кайре (Uria lomvia) свойственно более крепкое насиживание яиц и гораздо меньшая «пугливость» в гнездовой период. Возможно, что этот инстинкт проявился в наиболее резкой форме, у Uria lomvia именно потому, что эта кайра, будучи вытеснена в неудобные для образования плотных колоний места, подвергалась наиболее жестокому отбору. Ослабление колониальной самозащиты отчасти компенсировалось здесь усилением охраны яйца со стороны каждой отдельной особи. Таким образом, вся эволюция кайр протекала внутри колоний, и само возникновение этих видов нужно рассматривать в тесной связи с возникновением колониального гнездования.

Промысловое использование кайровых яиц перестанет подрывать запасы птиц лишь при очень осторожном и строго ограниченном сборе яиц. Нам кажется необходимым установить в первую голову следующие правила, которые нужно рассматривать лишь как первое приближение к рациональной постановке промысла.

1. Процент отобранных яиц ни в коем случае не должен превышать годичного прироста (33%) и, как правило, должен быть меньше его. Следует помнить, что жизнь кайр на кочевках еще совершенно не изучена и может быть 32% из этих 33% гибнут в море после спуска.

2. Необходимо сдерживать по возможности размножение крупных чаек в районе базара путем усиленного сбора чаячьих яиц, а может быть, частичного отстрела.

3. Следует отбирать больше яиц на редких «диффузных» колониях, где они все равно не уцелеют, и совсем не трогать плотных колоний — естественных резервов. Это будет удобнее и в эксплоатационном отношении.

4. Необходимо решительно прекратить отстрел кайр для пуха и мяса — сравнительно малоценных продуктов.

5. На некоторых наклонных карнизах, с которых много яиц падает вниз, можно провести простые работы — сделать их более ровными и «безопасными».

6. Необходимо улучшить технику сбора яиц, найти способы отличать свежие яйца от «запаренных», научиться сохранять яйца длительное время.

ЛИТЕРАТУРА

1. Брем, Жизнь животных, т. VII, 1912.—2. В. Г. Гептнер, Общая зоогеография, 1936.—3. Г. П. Горбунов, Труды Института по изучению севера, вып. 26, 1925.—4. Б. М. Житков и С. А. Бутурлин, По Северу России, 1901.—5. Д. Н. Кашкаров, Среда и сообщество, 1933.—6. С. К. Красовский, Труды Арктического института, т. LXXVII, 1937.—7. М. А. Мензбир, Птицы.—8. М. А. Мензбир, Птицы России. 9. Л. А. Портенко, Труды Биогеохимической лаборатории Академии Наук СССР, Приложения 2, 1931.—10. Г. Рогинский, Вестник знания, № 9, 1937.—11. С. А. Северцов, Известия Академии Наук СССР, 1936.—12. А. Н. Формозов, Гага и промысел гагачьего пуха, 1936.—13. А. Н. Формозов, Труды Центральной лесной опытной станции, 1929.—14. A. C. Bent. Smithsonian Instition U. S. Nat. Museum Bull. 107, 1919 —15. Hartley and Ficher, Journal of animal ecology, № 2, Vol. 5, 1936.—16. Naumann, Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, 1905.—17. I. Verwey, Zoologischer Anzeiger, B. LXXI, № 1—2, 1927.

COLONIAL BREEDING OF GUILLEMOTS AND FACTORS INDUCING THE DESTRUCTION OF EGGS AND YOUNG BIRDS

by G. M. Kaftanovsky

Summary

The author has made an attempt to clear up the biological significance of the colonial breeding of Guillemots Uria aalge and U. lomvia by calculating the percentage of the destruction of eggs and young in different types of colonies. The guillemot lays its single egg directly on a bare rock. Both male and female take part in breeding. A hatched nestling is reared on small fish (mosly on Ammodytes tobianus L.), reaches a weight of 250 gms in 20—24 days (which, makes only about 25 per cent of an adult bird's weight) and descends into the sea, where its further growth proceeds. Thus it becomes possible to establish two periods of sharp ecological dictinction, viz: (1) The period of life on the rock, (2) The period of life in the water.

The mortality during the first period was studied by means of daily, or in 1—2 days performed counts of eggs and young on definite plots of the rookery.

On very dense plots the death rate does not exceed 7 per cent, while on sparsely «Diffused» ones it attains 80 and even 100 per cent. The chief factor of death consists in the predatory activity of large seagulls (Larus argentatus and L. marinus).

The mortality-rate in the second period was not systematically studied. The sea-gull rapacity forms at the same time a selective factor under the action of which there have arisen or got strengthened many particularities in the guillemot behaviour during the breeding period, namely: the instinct of forming colonies, an extremely «steady» hatching of eggs: the behaviour during the descending into water etc. A very low potential of the guillemot reproduction makes one think that a colonial life is of great usefulness for the maintenance of the species.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 4

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА, СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ МОРСКОЙ СВИНЬИ АЗОВСКОГО И ЧЕРНОГО МОРЕЙ

В. И. Цалкин

Дельфины Черного моря, остающиеся до настоящего времени еще довольно слабо изученной группой, за последние годы привлекли к себе внимание многих исследователей. Это обстоятельство стоит в непосредственной зависимости от интенсивного роста зверобойного промысла, получившего значительный удельный вес в экономике местных морских промыслов. Однако все эти исследования относились почти исключительно к биологии важнейшего в промысловом отношении вида—обыкновенному черноморскому дельфину, «белобочке» (Delphinus delphis L.) и в значительно меньшей степени афалину (Tursiops tursio Fabr.), совершенно не затронув третьего представителя фауны дельфинов Черного и Азовского морей—морской свиньи (Phocaena relicta Abel.).

Изучение этого последнего вида было предпринято в 1936 г. Лабораторией млекопитающих Азовско-Черноморского института морского рыбного хозяйства и океанографии (Керчь) и охватило основные разделы биологии исследуемого объекта.

Публикуемая статья посвящена изучению морфологии морской свиньи и установлению систематического положения в роде Phocaena Cuv. Материал, которым мы располагаем, позволяет также высказать некоторые соображения, относящиеся к географическому распространению отдельных видов этого рода и истории черноморской формы.

Пользуюсь случаем выразить свою глубокую благодарность В. Г. Гептнеру, взявшему на себя труд редактирования настоящей статьи и своими указаниями по ряду затрагиваемых в ней вопросов оказавшему автору большую помощь.

I. Обзор литературы

Известная уже Georgi (83) морская свинья (у местного населения: «чушка», «пыхтун», «азовский дельфин», «мутур») указывалась для Азовского и Черного морей целым рядом авторов (Pallas, 1811; Rathcke, 1886; Kalaeniczenko, 1839; Nordmann, 1842; Симашко, 1851; Van Beneden, 1889; Остроумов, 1892; Силантьев 1903), относящих его к виду Phocaena phocaena L.-Phocaena communis Cuv. Все эти авторы ограничиваются опубликованием отдельных отрывочных наблюдений, преимущественно экологического характера, не делая попыток дать сколько-нибудь подробный морфологический и систематический анализ этого вида. Только Силантьев (188) приводит измерения 4 черепов, не указывая, к сожалению, ни пола, ни размера особей, которым они принадлежали.

Совершенно иная точка зрения на таксономическое положение морской свиньи Азовского и Черного морей была высказана Abel (1905), исследовавшим один череп взрослой самки, полученный им от директора Севастопольской биологической станции Академии Наук С. А. Зернова. Сравнивая этот череп с черепами Phocaena phocaena из Атлантического океана, Abel пришел к заключению, что черноморской форме свойственен ряд краниологических отличий, сводящихся в основном к следующему:

1) профиль затылочной области у черноморской Phocaena значительно более крут, чем у атлантической;

2) верхние носовые отверстия меньше и далее сдвинуты назад;

3) височно-теменная впадина больше;

4) рострум шире у основания и длиннее;

5) верхнеглазничная дуга более изогнута;

6) за исключением 5—6 последних зубов зубы черноморской формы лишены характерного утоньшения (перетяжки) между корнем и кроной, кроны не имеют типичной для phocaena уплощенной формы и зубы имеют «резцеобразный» вид (meisselförmig); корни зубов верхней челюсти сильно изогнутые, корни зубов замкнуты и в нижней своей части сильно утолщены.

Abel отмечает, что форма черепа Phocaena phocaena вариирует в очень значительных пределах и что в качестве диференциального признака для атлантической и черноморской формы большое значение имеет строение зубов, которые у черноморской Phocaena имеют сильное сходство с Phocaena spinipinnis Burmeister (Южная Америка), хотя у последней они сильно редуцированы.

Основываясь на указанных выше различиях и придавая им значение диференциальных, Abel нашел возможным выделить морских свиней Азовского и Черного морей в самостоятельный вид — Phocaena relicta, рассматривая их как элемент реликтовой фауны, оставшейся с времен миоценового внутреннего моря, и как генетически исходную форму для большинства современных представителей рода Phocaena.

Введенная Abel номенклатура была принята всеми последующими авторами (Динник, 1910; Кравченко, 1932). Необходимо, впрочем, указать, что работы этих последних авторов в той части, где они касаются Phocaena relicta, носят, главным образом, компилятивный характер и являются некритическим изложением сведений, почерпнутых из более ранних источников.

Однако Браунер (35) к признакам, установленным ранее Abel, добавляет еще один: форму затылочного отверстия. По Браунеру, у морских свиней Черного моря оно имеет форму пятиугольника, у которого высота более ширины, тогда как дельфинам Атлантического океана свойственно затылочное отверстие в форме овала, вытянутого в ширину.

Исследование биологии морской свиньи, предпринятое в 1936 г. Азовско-Черноморским институтом морского рыбного хозяйства и океанографии, позволило нам несколько восполнить имеющийся пробел и дать морфологическую характеристику этого вида, основанную на довольно обширном материале, одновременно пересмотрев существующие представления о его таксономическом положении.

Несмотря на то, что специальная литература по Phocaena phocaena довольно велика, мы не находим в ней материалов в том объеме, который представляется желательным для наших целей; поэтому мы вынуждены сопоставлять имеющийся в нашем распоряжении массовый материал по чушке с гораздо меньшими по объему данными о Phocaena phocaena.

Не останавливаясь здесь на древних авторах, работы которых имеют интерес преимущественно исторического характера, мы упомянем лишь важнейшие исследования более позднего времени, дающие основной материал для морфологии атлантического вида.

Подробную морфологическую характеристику морских свиней Атлантики мы находим в работе Fischer (65), описывающего нескольких экземпляров из Аркашонского залива (юго-западная Франция) и Ламанша. Автор приводит подробное описание скелетов, измерения восьми черепов и туловища. Весьма ценный материал содержит сводка True (183), публикующего измерения восьми черепов и прекрасную фотографию одного из них. С этой же точки зрения существенный интерес представляют работы Gray (81) и Van Beneden (25). Отдельные детали морфологического описания можно встретить также в ряде других работ, указанных в приведенном ниже списке литературы.

Наконец, исключительно важное значение для нашей цели имеют исследования, посвященные анатомии китообразных. Оставляя в стороне очень большое количество работ, затрагивающих отдельные вопросы анатомии Phocaena phocaena, укажем лишь исследования Van Beneden и Gervais (27) по остеологии китообразных и Kükenthal (109) по общей анатомии Cetacea.

Что касается изображений Ph. phocaena, то хотя последние и довольно часто встречаются в специальной литературе, но все же в большинстве случаев они весьма далеки от совершенства; наиболее удачные изображения этого дельфина имеются в работах Fischer, True, Hentschel и в особенности Beddard (18).

II. Методика исследования

Настоящее исследование ставило перед собой две основных задачи: во-первых, дать общую морфологическую характеристику морских свиней Азовского и Черного морей, во-вторых, установить положение этого вида дельфинов в системе рода Phocaena.

Для этой цели нами была применена методика, ранее выработанная экспедицией ВНИРО по изучению дельфинов Черного моря и примененная участниками ее Барабаш-Никифоровым (15) и Трюбер (203) при изучении тех же вопросов в отношении дельфина-«белобочки» (D. Delphis).

Исходный материал собирался в ряде пунктов побережья Азовского и Черного морей, а именно Казантипе, Темрюке, Еникале, Ялте, Новороссийске, Туапсе и Батуми.

Исследовавшиеся дельфины подвергались многократным измерениям, охватывавшим следующие 10 признаков:

1. Зоологическая длина — расстояние от конца рыла до вырезки хвостового плавника по брюшной стороне.
2. Антепекторальное расстояние — от конца рыла до переднего края основания грудного плавника.
3. Расстояние от конца рыла до угла рта.
4. Расстояние от конца рыла до переднего угла глаза.
5. Расстояние от конца рыла до дыхала.
6. Длина грудного плавника — от переднего края основания до его конца.
7. Антедорзальное расстояние — от конца рыла до переднего края основания спинного плавника.
8. Высота спинного плавника — от переднего края основания спинного плавника до вершины последнего по прямой.
9. Полуобхват тела впереди грудных плавников — расстояние между передними краями оснований грудных плавников, взятое через спину.
10. Длина лопасти хвостового плавника—от вырезки хвостового плавника до конца левой лопасти по прямой.

Одновременно с перечисленными выше многократными промерами фиксировались дата и место улова, пол, общая характеристика окраски, состояние половой системы. В отдельных случаях при поступлении на пункты большого количества дельфинов охватить всех особей многократными промерами было невозможно. Здесь производилось только измерение общей (зоологической) длины тела.

На этих же пунктах производился параллельно измерениям тела сбор черепов, увязанных с теми признаками, о которых мы писали выше.

При изучении черепов производились измерения их, которые должны были характеризовать следующие основные признаки:

1. Длина черепа (кондилобазальная)—от заднего края затылочных мыщелков до переднего конца черепа.
2. Длина praemaxillae наибольшая.
3. Длина лицевого отдела—от переднего края дыхала до конца rostrum.
4. Длина мозгового отдела—от заднего края затылочных мыщелков до переднего края дыхала (получается путем вычитания длины № 3 из длины № 1).
5. Длина rostrum—от максиллярных вырезок до переднего края rostrum.
6. Длина альвеолярного края верхней челюсти—от заднего края альвеолы последнего зуба по левой стороне до конца.
7. Ширина черепа наибольшая—расстояние между наиболее выдающимися точками задней части черепа.
8. Межглазничная ширина наименьшая—в самом узком месте межглазничного промежутка.
9. Ширина мозговой коробки наибольшая—соответствует расстоянию между центрами височно-теменных впадин.
10. Высота затылочной области наибольшая—от нижнего края затылочных мыщелков до вершины затылочного гребня по средней линии черепа.
11. Ширина затылочного отверстия наибольшая.
12. Высота затылочного отверстия наибольшая.
13. Высота черепа наибольшая—расстояние между наиболее выдающимися вверх и вниз точками задней части черепа.
14. Ширина rostrum у основания—по линии максиллярных вырезок.
15. Ширина rostrum в средней части—на линии, делящей пополам длину.
16. Ширина praemaxillae в средней части—по той же линии, что и в предыдущем промере.
17. Ширина развилка praemaxillae наибольшая—наибольшее расстояние между наружными краями основания межчелюстных костей в области дыхала.
18. Поперечный диаметр дыхала наибольший.
19. Высота rostrum позади последнего зуба.
20. Ширина височно-теменной впадины наибольшая—по левой стороне черепа.
21. Высота височно-теменной впадины наибольшая—по левой стороне черепа.
22. Длина основной затылочной кости—от нижнего края foramen occipitale до края точки на границе.
23. Длина нижней челюсти—от заднего края сочленовного выступа до передней точки левой стороны нижней челюсти.
24. Длина альвеолярного края нижней челюсти—от заднего края альвеолы последнего зуба до переднего края левой стороны нижней челюсти.
25. Ширина основания нижней челюсти—между крайними точками processus angularis и processus coronoideus по левой стороне челюсти.
26. Ширина нижней челюсти позади крайних задних зубов по левой стороне.
27. Длина преддыхала—расстояние между передним краем вырезки дыхала и линией максиллярных вырезок (получается вычитанием длины № 5 из длины № 4).
28. Количество зубов—в каждой челюсти (счет по альвеолам).

Все измерения производились штангенциркулем по прямой линии.

В несколько меньших масштабах производилось исследование скелетов морских свиней, включая сюда и учет меристических признаков (подсчет количества позвонков, количества элементов carpus, metacarpus и фаланг пальцев).

Для изучения окраски дельфинов мы применяли в равной мере и фотографирование, и зарисовки.

В результате проведенных полевых работ в нашем распоряжении оказался следующий материал:

1) 750 серий многократных измерений тела дельфинов;
2) 1394 измерения общей (зоологической) длины тела;
3) 383 черепа особей разного пола и возраста;
4) 49 скелетов особей разного пола и возраста;
5) 96 фотографий и зарисовок окраски.

III. ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОРСКОЙ СВИНЬИ АЗОВСКОГО И ЧЕРНОГО МОРЕЙ

По своим размерам морские свиньи значительно уступают обоим другим видам дельфинов, обитающих в Азовском и Черном морях. Среднее арифметическое общей длины тела для исследованных нами 1934 экземпляров всех возрастов составляет: $M = 139{,}0 \pm 0{,}35$.

Таблица 1. Вариационный ряд измерений длины тела морской свиньи Азовского и Черного морей разного пола и возраста

Классы	80	85	90	95	100	105	110	115	120	125	130
Варианты	—	2	—	3	4	21	36	40	92	115	160

Классы	135	140	145	150	155	160	165	170	175	180	185	n	Mm
Варианты	217	214	183	147	93	42	17	6	2		—	1394	139,0±0,35

Наибольшую частоту вариантов дают классы 135—145 см. Лишь совершенно значительное количество особей (менее 0,6%) достигает размеров свыше 170 см. Наименьшая величина была нами констатирована у молодой самки—86 см, наибольшая—180 см—у очень старой самки.

Оставляя в стороне молодых особей и вычисляя среднее арифметическое только для половозрелых, получаем:

$$M = 144{,}9 \pm 0{,}27.$$

Биометрическая обработка измерений длины тела самцов и самок в отдельности обнаруживает достаточно ясно выраженное различие по величине.

Таблица 2. Вариационный ряд измерений длины тела морских свиней Азовского и Черного морей разного возраста

Классы	Пол	85	90	95	100	105	110	115	120	125	130	135
Варианты	♂	—	—	3	2	7	22	29	56	73	113	153
	♀	2	—	—	2	14	11	36	42	47	64	96

Классы	Пол	140	145	150	155	160	165	170	175	180	n	Mm	M. diff.
Варианты	♂	118	97	49	17	4	1	—	—		744	136,3±0,51	
	♀	86	98	76	38	16	6	2	—		650	143,2±0,70	6,33

Сопоставление M показывает, что самки больше самцов в среднем на 6,9 см. Самцы только в сравнительно редких случаях превышают по размерам 160 см (0,7% всех исследованных). Самым крупным из всех особей, подвергавшихся анализу на наблюдательных пунктах, был старый самец, имевший длину тела 167 см. Предель-

ные размеры самок значительно выше—до 180 см (длины тела свыше 160 см достигают 9,5% исследованных особей).

Равным образом наибольшая частота вариантов у самцов находится в классах 130—150 см, у самок 140—160 см.

Так же резко проявляются различия между полами и при сравнении средних размеров половозрелых животных. Здесь мы имеем:

Для самцов $M = 141{,}5 \pm 0{,}3$
Для самок $M = 148{,}5 \pm 0{,}42$

Таким образом, разница между средними размерами половозрелых самцов и самок составляет 7 см.

Половой диморфизм в размерах тела—явление у китообразных совершенно обычное и констатировано для многих видов. Но у зубатых китов, как правило, самцы превосходят по размерам самок. В данном же случае мы имеем обратную картину, подобную той, которая наблюдается у беззубых китов, где самки по размерам больше самцов.

Литературные данные о размерах Phocaena phocaena столь разноречивы, что сопоставление их с нашими материалами весьма затруднительно.

Ниже мы приводим определения величины этих дельфинов, дающиеся различными авторами:

Georgi	от	150	до	300	см	
Бируля	»	150	»	200	»	в исключительных случаях 300 см
Симашко . . .	»	90	»	150	»	очень редко до 180 и 240 см
Wood	»	180	»	240	»	
Cuvier	»	120	»	150	»	не превышает 180 см
Giebel	»	90	»	150	»	реже 180 см
Freund	»	150	»	180	»	
Hentschel . . .	»	150	»	180	»	
Millais	»	120	»	180	»	
Eschricht	в среднем			165	»	
Beddard	»		»	165	»	
Lesson	от	120	до	150	»	
Nilsson	»	120	»	150	»	
van Beneden . .	»	150				
Duncan	»	120	»	150	»	
Flawer		150 см				
Fischer	наиболее крупным из всех приводимых автором экземпляров является ♂ 186 см.					

Если исключить определения Georgi, Бирули, Симашко и Wood, основанные, как нам кажется, на неточностях, существовавших в синонимике рода Phocaena, то данные остальных авторов весьма близки к тем, которые получены нами для чушки. Во всяком случае мы не находим в них сколько-нибудь определенных указаний на существование различий между атлантическим и черноморским видами по величине тела.

2. Внешний вид

Форма тела чушки (рис. 1) характеризуется типичным для китообразных удлиненным торпедообразным туловищем, округлым в своей передней части и несколько сжатым с боков, до ясно заметной килеватости в задней. Наибольший диаметр туловища приходится приблизительно на уровне спинного плавника.

Небольшая округлая голова, полностью сливающаяся с туловищем, впереди переходит без резко выраженной границы в тупое ко-

ническое рыло. Глаза расположены позади углов рта, продолговатой формы с желтоватобурой радужной оболочкой. Наружные носовые отверстия («дыхало»), имеющие вид парных полулунных щелей, расположены в верхней части головы, над глазами.

Грудные плавники удлиненно-овальной формы. Суженные у основания, они значительно расширяются в средней части и заканчиваются острой вершиной. Хвостовой плавник крупный, горизонтальный, разделенный на две лопасти.

Широкое основание низкого трехугольного спинного плавника занимает почти середину тела. На слегка закругленном переднем крае его в большинстве случаев расположены небольшие бугорки, представляющие собой, как думают некоторые авторы, рудименты костного панцыря, некогда свойственного предкам этой группы (Kükenthal, Abel). Лучше всего они заметны в конечных стадиях эмбрионального развития и у молодых особей, когда кожа еще слабо пигментирована. Количество и размеры этих бугорков подвержены значительным колебаниям. Чаще всего количество их составляет 12—16, в редких случаях 18—20.

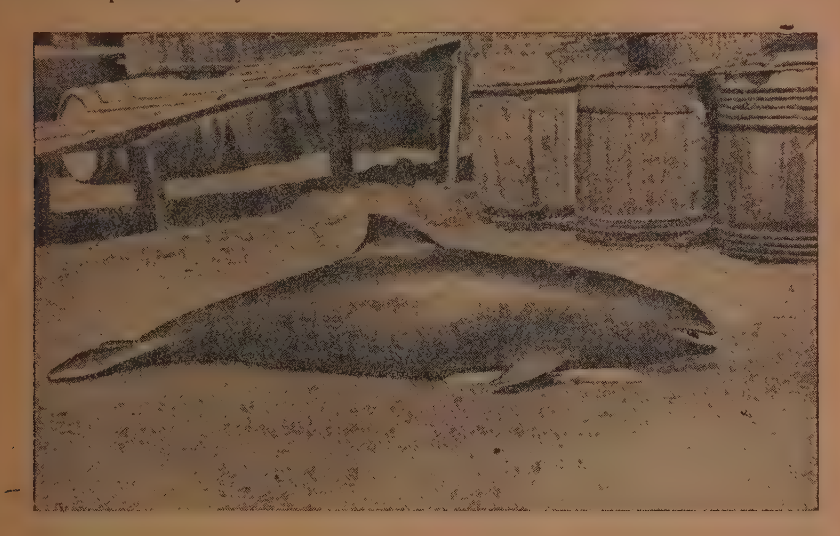


Рис. 1. Внешний вид морской свиньи Азовского и Черного морей

Эти бугорки, упоминаемые еще Плинием как spina cutellata, были позднее указаны для Ph. phocaena Кампером (45), говорящим, что «передний край (спинного плавника) вооружен маленькими зубчатыми бугорками, которые у обыкновенного дельфина не встречаются». Тот же автор дает изображение самки, у которой бугорки расположены в один ряд на спине, впереди спинного плавника, и в три ряда на верхнепереднем крае последнего.

С данными Кампера совпадают наблюдения Gray (92), ошибочно считавшего бугорки отличительными признаками для описанного им вида Phocaena tuberculifera из устья Темзы, позднее включенного в синонимику. Здесь также были констатированы бугорки, расположенные в один ряд впереди спинного плавника и в три ряда на спинном плавнике. Kükenthal (122, 123) сообщает, что у эмбриона Ph. phocaena им было обнаружено 25 бугорков, расположенных на спинном плавнике, 30 бугорков на переднем крае каждой лопасти хвостового плавника, а также и на переднем крае грудных плавников. Второй эмбрион, изученный тем же автором, имел совершенно сходное распределение бугорков.

Мы имели возможность просмотреть с этой целью свыше тысячи экземпляров пыхтуна и около 400 эмбрионов того же вида в различных стадиях развития, но ни разу не смогли обнаружить столь широкого распространения кожного панцыря. Остатки последнего имеются у исследуемого нами вида только на переднем крае спинного плавника и в меньшем количестве, чем у атлантического.

На хвостовом и грудном плавниках и на спине, впереди спинного плавника, их нет. Таким образом, рудименты наружного скелета у чушки сохранились в значительно меньшей степени, чем у Phocaena phocaena.

3. Окраска

По своей окраске пыхтуны вариируют весьма значительно. Это обстоятельство относится в одинаковой мере как к изменчивости тонов окраски, так и к распределению ее на теле животного.

Вся верхняя часть головы, спина, бока, грудные плавники и хвост окрашены в интенсивные темные тона, изменяющиеся у отдельных особей от чисточерного до чернобурого и черносерого. В отдельных случаях можно заметить также явственно зеленовато-бурый от-



Рис. 2. Внешний вид морской свиньи Азовского и Черного морей. Справа нормально окрашенный экземпляр, слева—экземпляр с частичным проявлением альбинизма

тенок. Нижняя часть туловища окрашена светлее, от чистобелого до темносерого тона. Это светлоокрашенное поле представляет собой полосу, тянущуюся от нижней поверхности головы, вдоль брюха, к хвосту, в задней половине туловища, захватывающую его боковую часть. Иногда она выходит на бока и в передней половине туловища, окружая основания грудных плавников. Если в одних случаях переход от темноокрашенного спинного поля к светлоокрашенному брюшному довольно резок, то и в других случаях он совершается незаметно, постепенно.

Фиолетовые и розоватые тона в окраске брюшной области, о которых упоминают Duncan (61), Millais (147) и др., представляют, по нашим наблюдениям, явление посмертное. Среди живых особей мы могли констатировать их только у самок, в области гениталий, как следствие сильной гиперемии в предродовой и послеродовой период.

Явление альбинизма встречается у дельфинов рода Phocaena чаще, чем у других.

Два случая частичного альбинизма у Ph. phocaena описаны Prince (169) и Peters (168). Случай почти полного альбинизма чушки описан Клейненбергом (167). Исследованное им животное было поймано в 1928 г. в водах Южного Крыма. Почти все тело этой особи было чистобелого цвета. Пигмент сохранился лишь на губах, небольших участках головы и спинном плавнике.

Второй случай частичного альбинизма наблюдался нами в 1937 г. в Ялте, куда был доставлен пойманный вблизи мыса Медведь дельфин, резко выделявшийся по окраске от остальных особей того же вида. Это был крупный половозрелый самец (рис. 2 и 3) с длиной тела в 146 см. Представление о характере окраски последнего дают приводимые нами фотографии. Большая часть тела чистобелая. Пигментированы лишь довольно широкая полоса по спине, вокруг глаз и на верхней части головы, имеющие черносерую окраску. В спинном плавнике пигмент сохранился в нижней половине его по переднему краю. В хвостовой части туловища пигментированы два небольших пятна на верхней части хвостового плавника по обеим сторонам позвоночного столба.

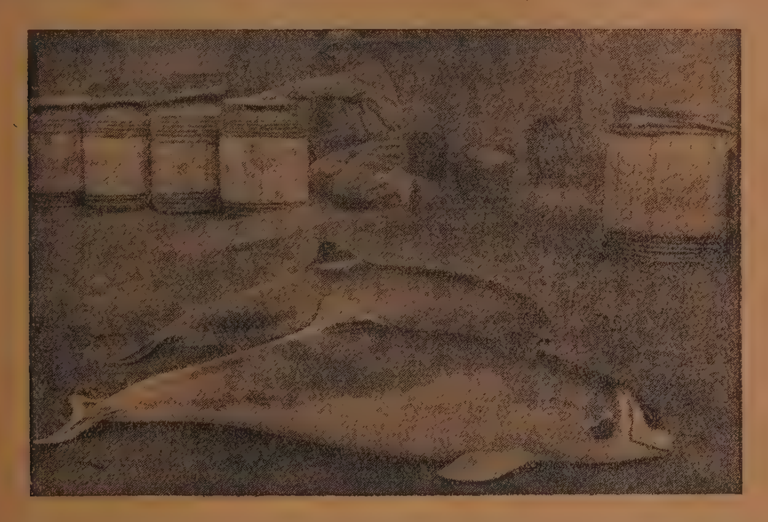


Рис. 3. Морская свинья Азовского и Черного морей. Явление частичного альбинизма. Вид сбоку

Основываясь на статистике уловов, частота появления альбиносов у чушки может быть определена как один на 25 000—30 000 экземпляров.

Резюмируя все приведенные данные об окраске чушки, мы должны отметить, что каких-либо существенных различий в этом отношении между нашим видом и Phocaena phocaena нет.

4. Пропорции тела

Пропорции тела половозрелых морских свиней приведены в табл. 3, составленной на основании 750 серий промеров. Наиболее широкому варьированию здесь подвержены следующие признаки: расстояние от конца рыла до угла рта (C = 3,73), длина грудного плавника (C = 7,49), ширина грудного плавника (C = 7,30) и высота спинного плавника (C = 7,32). В наименьшей степени варьируют: расстояние от конца рыла до дыхала (C = 5,31), антепекторальное расстояние (C = 1,36) и антедорзальное расстояние (C = 5,45). Однако приведенные данные показывают, что коэфициент вариации почти всюду

(исключая антепекторальное расстояние) довольно велик и, следовательно, пропорции тела даже среди одних взрослых особей варииируют в широких пределах.

Таблица 3. Пропорции тела половозрелых морских свиней Азовского и Черного морей (в процентах к зоологической длине)

Признаки	M	Отклонение от M	
		минимальное	максимальное
Антепекторальное расстояние	20,48	18,11	25,71
Длина грудного плавника	15,09	12,34	17,91
Ширина грудного плавника	5,75	4,20	6,87
Антедорзальное расстояние	46,42	40,76	53,00
Высота спинного плавника	11,38	9,20	14,10
Полуобхват туловища	38,20	31,30	46,20
Длина лопасти хвостового плавника	15,75	12,30	18,70
Расстояние от конца рыла до угла рта	7,33	5,90	10,10
Расстояние от конца рыла до угла глаза	11,15	9,20	13,40
Расстояние от конца рыла до дыхала	12,44	10,80	14,10

Различий в пропорциях тела между самцами и самками не обнаружено. Характер возрастных изменений, происходящих в пропорциях тела, наглядно обнаруживается при сопоставлении типичных по пропорциям экземпляров различного возраста (табл. 4).

Таблица 4. Сопоставление типичных по пропорциям морских свиней Азовского и Черного морей разного возраста

Признаки	№ 12	№ 3	№ 7	№ 5
	Длина тела 90 см 20.XII.1935	Длина тела 127 см 28.X.1935	Длина тела 138 см 20.X.1935	Длина тела 156 см 7.XI.1935
Антепекторальное расстояние	26,6	22,8	21,7	20,5
Длина грудного плавника	18,0	17,3	15,2	13,6
Ширина грудного плавника	7,8	7,0	5,8	5,7
Антедорзальное расстояние	58,9	48,0	47,1	44,2
Высота спинного плавника	12,2	11,0	10,86	10,8
Полуобхват туловища	52,2	42,3	39,1	38,7
Длина лопасти хвостового плавника	20,0	17,3	15,7	15,4
Расстояние от конца рыла до угла рта	8,6	7,9	7,3	7,0
Расстояние от конца рыла до глаза	13,2	11,8	11,1	10,8
Расстояние от конца рыла до дыхала	13,5	12,6	12.3	11,5

Приведенные в таблице данные обнаруживают, что рост различных частей тела у этих дельфинов происходит неравномерно. Так, передняя половина туловища растет явственно медленнее, чем задняя. Если у молодых особей антепекторальное расстояние составляет 26,6% и антедорзальное расстояние 58,9% длины тела, то у старых они снижаются до 20,5 и 44,2%. Подобную же картину дают и все остальные упомянутые в табл. 4 признаки.

Наши материалы, характеризующие возрастные изменения в пропорциях тела чушки, почти полностью совпадают с данными, приведенными Барабашом-Никифоровым об изменениях в пропорциях тела D. delphis.

Различие имеется лишь в том, что у последнего вида рост лопастей хвостового плавника не только не отстает от роста тела, но даже обгоняет его.

Совпадение характера возрастной изменчивости у таких генетически далеких друг от друга видов позволяет высказать предположение, что мы имеем здесь дело с явлением общим для многих видов семейства Delphinidae.

Как мы уже отмечали выше, в литературе о Phocaena phocaena не представляется возможным почерпнуть в необходимых масштабах данные для сравнения с нашими материалами по чушке, в частности, это касается пропорции тела.

Для сравнения размеров частей тела мы приводим ниже средние арифметические по 2 экземплярам Ph. phocaena (из Fischer) и 8 экземплярам чушки (табл. 5) с длиной тела 263—265 см.

Таблица 5. Сопоставление размеров частей тела морских свиней Азовского и Черного морей и Ph. Phocaena

(в абсолютных цифрах)

Признаки	M для 8 экз. чушки	M для 2 экз.
Общая длина тела	263,0	263,0
Расстояние от конца рыла до угла рта	12,0	12,5
Расстояние от конца рыла до угла глаза	17,0	17,0
Антепекторальное расстояние	32,0	32,0
Антедорзальное расстояние	73,0	72,0
Длина грудного плавника	22,0	22,0

Из таблицы видно, что абсолютные размеры различных частей тела у обоих видов очень близки.

Некоторые расхождения в размерах расстояния от конца рыла до угла рта, антедорзальном расстоянии и длине грудного плавника, которые мы здесь видим, весьма незначительны и не дают основания расценивать их как диференциальные, систематические признаки, особенно учитывая свойственную нашему виду высокую индивидуальную изменчивость.

5. Череп

В форме черепа и расположении костей у чушки обнаруживаются глубокие изменения, свойственные вообще зубатым китам. В основном они сводятся к сильному удлинению лицевого отдела черепа, сжатию его фронтальной части и смещению теменных и носовых костей. Асимметрия, являющаяся также характерной особенностью и у многих видов достигающая очень больших размеров, здесь выражена сравнительно слабо.

Широкий, но относительно короткий rostrum образован вытянутыми в длину челюстными и межчелюстными костями. Последние в своей проксимальной части образуют «развилок», охватывающий с боков отверстия дыхала. Носовые кости смещены кзади и непосредственно примыкают к передней стене черепной капсулы. Теменные кости сдвинуты к бокам и почти не принимают участия в образовании верхней крыши черепа.

Размеры черепов взрослых особей чушки вариируют в пределах от 238 до 293 мм. Самый большой по размерам из всех 383 черепов нашей коллекции принадлежал старой самке (длина тела 178 см, добыта 25.XII.1936 г. в Керченском проливе) и имел общую длину в 293 мм.

Пропорции черепов взрослых особей приведены в табл. 6, составленной для 64 экземпляров.

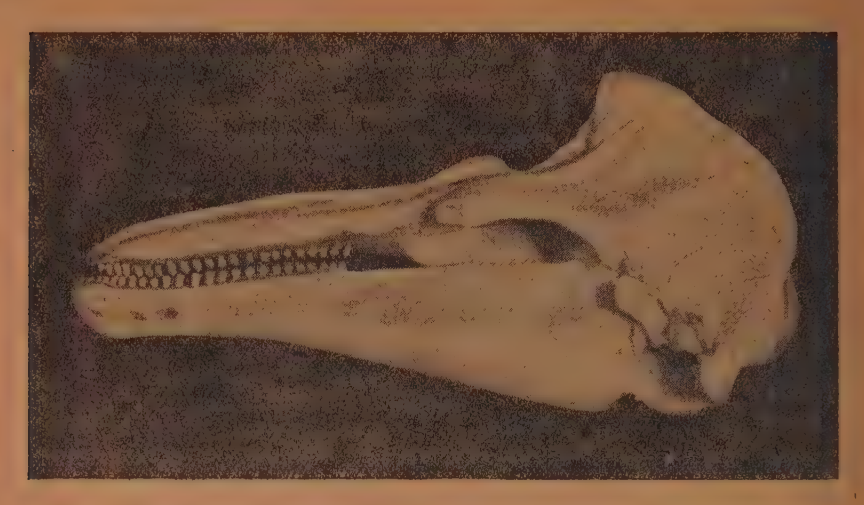


Рис. 4. Общий вид черепа морской свиньи Азовского и Черного морей

Таблица 6. Пропорции черепов взрослых морских свиней Азовского и Черного морей (n = 64)

Признаки	M	Размах отклонений от M	
		минимальный	максимальный
Отношение общей длины черепа к длине тела	17,7	15,0	20,5
Отношение длины лицевого отдела к длине черепа	56,0	52,5	58,5
Отношение длины мозгового отдела к длине черепа	44,0	39,5	47,0
Отношение длины rostrum к длине черепа	43,2	40,5	50,5
Отношение ширины черепа к длине черепа	57,5	54,0	61,0
Отношение длины височно-теменной впадины к длине черепа	20,1	17,0	23,5
Отношение длины преддыхала к длине черепа	12,7	8,8	16,2
Отношение нижней челюсти к длине черепа	76,0	73,0	80,0
Отношение ширины мозговой коробки к наибольшей ширине черепа	82,8	77,5	90,0
Отношение ширины rostrum у основания к наибольшей ширине черепа	48,5	44,0	53 0
Отношение ширины rostrum в средней части к ширине черепа	31,8	28,5	35,0
Отношение наибольшей высоты черепа к длине черепа	46,0	42,5	51,0
Отношение высоты затылочной области к наибольшей высоте черепа	93,2	89,0	98,5
Отношение ширины височно-теменной впадины к наибольшей высоте черепа	36,0	30,0	44,0

Даже поверхностное ознакомление с черепами исследуемого нами вида обнаруживает громадное разнообразие как в форме всего черепа, так и отдельных элементов его.

Сопоставление биометрически обработанных измерений и непосредственное сравнение черепов взрослых самцов и самок, равных и разных размеров, позволяют констатировать достаточно ясную изменчивость, связанную с полом. Прежде всего обращает на себя

вниманче, что черепа самок по абсолютным размерам несколько превышают черепа самцов (табл. 7).

Таблица 7. Размеры черепов взрослых самцов и самок морских свиней Азовского и Черного морей

(в абсолютных цифрах)

Признаки	Самцы (n=32) M	Самки (n=32) M
Длина черепа	254,8	262,9
Длина praemaxillae	157,7	163,7
Длина лицевого отдела	141,0	149,2
Длина мозгового отдела	113,8	113,7
Длина rostrum	109,2	111,9
Длина верхнего альвеолярного края	94,7	100,3
Ширина черепа наибольшая	144,8	151,5
Ширина межглазничная наименьшая	119,2	124,7
Ширина мозговой коробки наибольшая	121,7	122,3
Высота затылочной области	108,6	111,9
Ширина затылочного отверстия	27,9	29,2
Высота затылочного отверстия	28,9	29,2
Высота черепа наибольшая	116,1	118,4
Ширина rostrum у основания	69,4	73,1
Ширина rostrum в средней части	45,4	48,3
Ширина rostrum в задней части	21,1	22,3
Ширина развилка praemaxillae	35,0	36,4
Поперечный диаметр дыхала	26,9	27,8
Высота rostrum позади последнего зуба	17,9	19,8
Длина височно-теменной впадины	50,1	52,0
Ширина височно-теменной впадины	41,1	43,1
Длина basioccipitale	63,9	65,3
Длина нижней челюсти	193,1	200,8
Длина нижнего альвеолярного края	91,1	95,8
Ширина основания нижней челюсти	50,4	51,5
Ширина нижней челюсти позади последнего зуба	27,3	28,1
Длина преддыхала	31,5	36,8

Как видно из приведенных в таблице цифр, череп самки в среднем на 8 мм больше черепа самца. Сходную же картину дают и все остальные признаки. Исключением является лишь длина мозгового отдела, дающая почти совершенно сходные цифры у обоих полов. Различия в длине черепа, таким образом, здесь обусловлены большим развитием лицевого отдела у самок (табл. 8).

В табл. 8 приводятся некоторые пропорции черепов самцов и самок. Признавая реальными те различия, для которых M. diff = 3 и более, мы обнаруживаем, что отношение длины лицевого отдела черепа к общей длине черепа у самок больше чем у самцов (M. diff.=3,09). То же показывает и отношение длины преддыхала к общей длине черепа (M. diff.=3,48). Близкие к реальным различия дает отношение длины мозгового отдела к общей длине черепа (M. diff=2,75).

Таким образом, в главнейшем половые различия в черепах сводятся к следующему:

1) череп самки по абсолютным резмерам больше черепа самца;

2) увеличение размеров черепа у самок является следствием удлинения лицевого отдела;

3) удлинение лицевого отдела у самок обусловлено большим развитием длины преддыхала, т. е. части черепа, которая расположена между максиллярными вырезками и передним краем дыхала;

4) мозговой отдел черепа развит у самок относительно менее, чем у самцов.

Таблица 8. Пропорция черепа взрослых самцов и самок морских свиней Азовского и Черного морей

Признаки	Самцы M	Самки M	M. diff.
Отношение длины черепа к длине зверя	18,0	17,4	1,05
Отношение длины лицевого отдела к длине черепа	54,3	56,4	3,09
Отношение длины мозгового отдела к длине черепа	44,7	42,5	2,75
Отношение длины rostrum к длине черепа	43,1	43,0	0,16
Отношение ширины черепа к длине черепа	57,4	57,7	0,42
Отношение длины височно-теменной впадины к длине черепа	20,0	20.2	0,30
Отношение длины нижней челюсти к длине черепа	75,8	76,2	0,64
Отношение длины преддыхала к длине черепа	11,2	13,3	3,28
Отношение ширины мозговой коробки к ширине черепа	83,6	81,3	2,44
Отношение ширины rostrum у основания к ширине черепа	48,2	48,7	0,80
Отношение ширины rostrum в средней части к ширине черепа	31,5	32,1	0,80
Отношение высоты затылочной области к высоте черепа	93,5	92,8	0,84
Отношение ширины височно-теменной впадины к высоте черепа	35,8	36,3	0,52
Отношение высоты черепа к длине черепа	45,8	46,1	0,40

Гораздо более значительна и яснее выражена индивидуальная изменчивость. Изучение различных признаков черепа и определение коэфициента вариации (C) показывают, что некоторые из них варируют исключительно сильно. К числу их относятся, например, длина преддыхала (C=15,2), высота затылочного отверстия (C=13,8), высота rostrum позади последнего зуба (C=12,2), ширина нижней челюсти позади последнего зуба (C=11,2), длина и ширина височно-теменной впадины (C=8,1 и 8,3), длина rostrum (C=6,5). Варирует в наименьшей степени: ширина мозговой коробки (C=2,8), ширина черепа (C=3,1), длина нижней челюсти (C=3,4), длина мозгового отдела (C=3,5) и длина basioccipitale (C=5,1).



Рис. 5. Индивидуальная изменчивость в форме затылочного отверстия у морской свиньи Азовского и Черного морей

Все это приводит к тому, что при непосредственном сравнении черепов пыхтуна обнаруживается довольно пестрая картина. Мы остановимся здесь более подробно лишь на некоторых отдельных признаках, сильно влияющих на конфигурацию черепа.

В очень сильной степени выражена индивидуальная изменчивость в форме затылочного отверстия (foramen magnum).

В типе оно имеет довольно правильную круглую форму. Однако у отдельных особей в верхней затылочной кости, по медиальной линии образуется характерной формы выемка, резко увеличивающая высоту затылочного отверстия. Даже ограниченная по своим разме-

рам коллекция черепов позволяет проследить все стадии изменения формы затылочного отверстия, наглядно представленные на рис. 5.

Не менее сильно варьирует по своим размерам сошник (vomer). Если в одних случаях он имеет вид довольно крупной ромбообразной пластинки, то в других случаях он очень мал и почти не заметен на нижней поверхности черепа (рис. 6).



Рис. 6. Индивидуальная изменчивость формы сошника у морской свиньи Азовского и Черного морей (схематизировано)

На конфигурацию височной части черепа сильно влияет изменение длины и ширины височно-теменной впадины, колеблющееся в очень широких пределах.

То же можно сказать о размерах и форме rostrum. Наблюдаются черепа, имеющие rostrum весьма различного вида, и можно обнаружить все промежуточные стадии между тупым, коническим и относительно коротким rostrum, с одной стороны, и более острым, длинным, несколько «мечевидным» — с другой.

Большое разнообразие обнаруживают межчелюстные кости (praemaxillae) в отношении развития проксимальных их частей. Последние, охватывая с боков носовые отверстия, в одних случаях оканчиваются на уровне передней половины их, в других почти достигают заднего края.

К числу признаков, варьирующих в очень высокой степени, относится также форма надглазничной дуги (arcus supraorbitalis), имеющая у некоторых особей значительную изогнутость, тогда как у других последняя выражена весьма мало.



Рис. 7. Индивидуальная изменчивость в форме рыла у морской свиньи Азовского и Черного морей

Хорошо выражена у чушки возрастная изменчивость. Череп новорожденного дельфина относительно велик (отношение длины черепа к длине тела равно 25%). Характерным для него является отсутствие гребней и зубов (последние скрыты в слизистой оболочке) и неполное сращение костей. Появление зубов и образование гребней, впрочем, приурочены к первому же году жизни.

В дальнейшем рост черепа начинает отставать от роста тела, поэтому отношение длины черепа к длине тела падает и у старых экземпляров составляет всего 15—16%.

Остальные возрастные изменения в черепе этих дельфинов (помимо общего увеличения размеров) связаны с замыканием швов,

образованием и увеличением гребней, в значительной мере определяющих конфигурацию черепа, и неравномерным ростом отдельных частей его, искажающим первоначальные пропорции. Так, лицевой отдел черепа растет быстрее, чем мозговой, благодаря чему несколько возрастает отношение длины первого к общей длине черепа. Отношение же мозгового отдела претерпевает обратное изменение. Рост лицевого отдела происходит в основном за счет rostrum.

Рост преддыхала отстает от роста rostrum. Сильно увеличивается в размерах височно-теменная впадина. Быстрое и интенсивное разрастание в стороны скуловых отростков приводит к заметному увеличению ширины черепа. То же можно отметить и в отношении

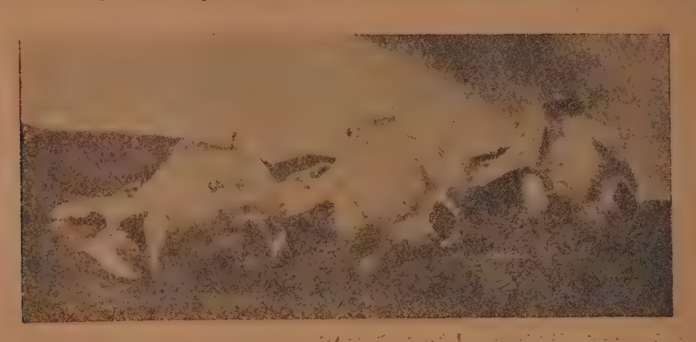


Рис. 8. Возрастная изменчивость в конфигурации затылочной области у морской свиньи Азовского и Черного морей

надглазничных отростков (maxilla). Ширина мозговой коробки возрастает медленнее. Сильно разрастающиеся гребни, в особенности затылочный, обусловливают некоторое увеличение высоты затылочной области по отношению к высоте черепа. Развитие мощного затылочного гребня очень сильно изменяет конфигурацию затылочной области. У молодых особей со слабо развитым затылочным гребнем профиль затылочной области имеет выпуклую, округленную форму, без резкой границы сливаясь с лицевыми костями черепа. Наоборот, при мощном развитии этого гребня у старых особей профиль затылочной области становится более крутым и supraoccipila соединяется с лицевыми костями, образуя ясно заметный угол.

Сопоставление изменений близких по величине черепов из нашей коллекции с черепами Ph. phocaena (по True) обнаруживает значительное сходство (табл. 9).

Таблица 9 Сопоставление изменений черепов морских свиней Азовского и Черного морей и Ph. phocaena

Признаки	M для 8 черепов чушки	M для 4 черепов Ph. phocaena
Общая длина черепа	264	264
Длина лицевого отдела	147	146
Длина мозгового отдела	117	118
Длина rostrum	113	112
Ширина rostrum у основания	74	76
Ширина rostrum в средней части	48	40
Длина нижней челюсти	202	203

Различия между обоими видами в размерах, приведенных в табл. 9, частей черепа не выходят за пределы 1—2 мм и не могут расцениваться в качестве диференциальных признаков.

Характерной особенностью дельфинов, принадлежащих к роду Phocaena, является гетеродонтная зубная система, довольно значительно отличающаяся по своему строению от зубов остальных представителей семейства Delphinidae.

Зубы расположены не только на челюстных, но и на межчелюстных костях. В передней части верхней челюсти, на praemaxillae и в нижней челюсти, в области симфиза, с каждой стороны имеется по два зуба очень маленького размера и гвоздеобразной формы. Далее, в направлении спереди назад, зубы увеличиваются в размерах и теряют свой конический тип, так как крона приобретает своеобразную пластинчатую форму. В большинстве случаев она листообразно расширена и ясно заметной перетяжкой отделяется от корня. Обычно можно ясно различить, что крона состоит из трех частей, придающих этим зубам несколько тритуберкулярный характер: средней части, имеющей коническую форму, и двух боковых, прилегающих к средней части и покрывающих ее с боков. Вообще же степень ли-

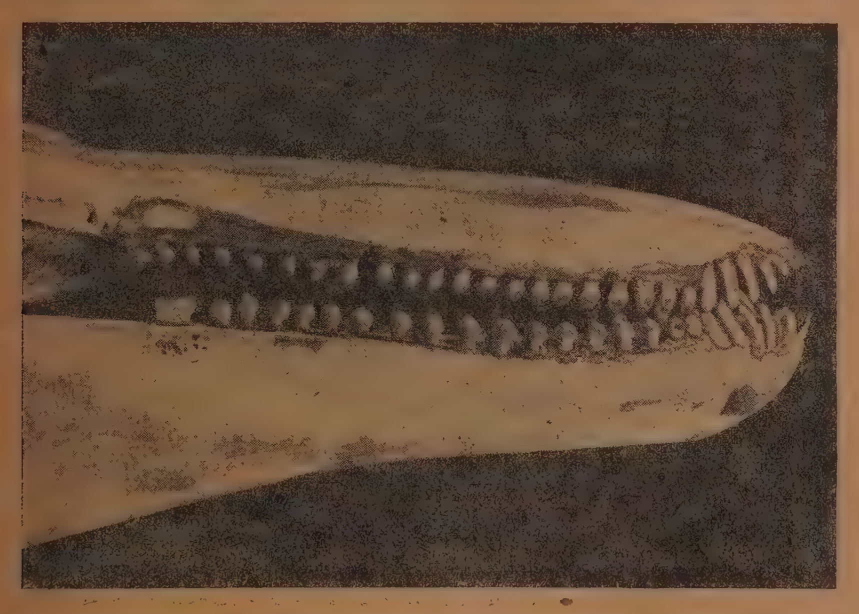


Рис. 9. Типичное строение зубов морской свиньи Азовского и Черного морей

стообразного развития кроны варьирует очень сильно. Наиболее отчетливо выражена она в зубах нижней челюсти и в меньшей степени—в верхней. В обеих челюстях—в зубах, расположенных в середине длины челюстей. Передние зубы вообще у всех дельфинов нашего вида имеют коническую форму, но у отдельных экземпляров она сохраняется, благодаря слабому развитию листообразности кроны, и у остальных зубов. В особенности это относится к зубам верхней челюсти.

Изучение зубов на многочисленных черепах нашей коллекции показало, что здесь мы имеем дело с широкой индивидуальной изменчивостью. Среди имеющихся в нашем распоряжении черепов пыхтуна можно выделить непрерывный ряд переходов от зубов почти конических до зубов с ярко выраженной листообразной кроной. То же надо сказать и о перехвате между корнем и кроной. Он выражен весьма сильно у зубов, имеющих листообразную форму кроны, и почти исчезает у зубов конической формы (рис. 10).

Очень значительны возрастные изменения, происходящие в строении корней. В последних стадиях эмбрионального развития зубы имеют прямые, короткие и трубкообразные полые корни. Таковыми они остаются и в начале постэмбрионального периода. Далее корни зубов увеличиваются по длине и в верхней челюсти начинают приобретать изогнутую форму, искривляясь в направлении внутрь и назад. У старых экземпляров это искривление может достигать очень больших размеров. Вместе с тем теряется первоначальное строение корня: он замыкается и в нижней своей части иногда приобретает более или менее ясно заметное утолщение.

Таким образом, изогнутость и замкнутость корней являются признаками возрастными, претерпевающими на протяжении жизни особи значительные изменения. То же можно сказать и о зубах нижней челюсти, хотя изгибание корней у них выражено очень слабо.

Зубы расположены на челюстях косо, так что передний край кроны повернут внутрь. Зубы нижней челюсти находятся кнутри от зубов верхней челюсти и чередуются с ними.

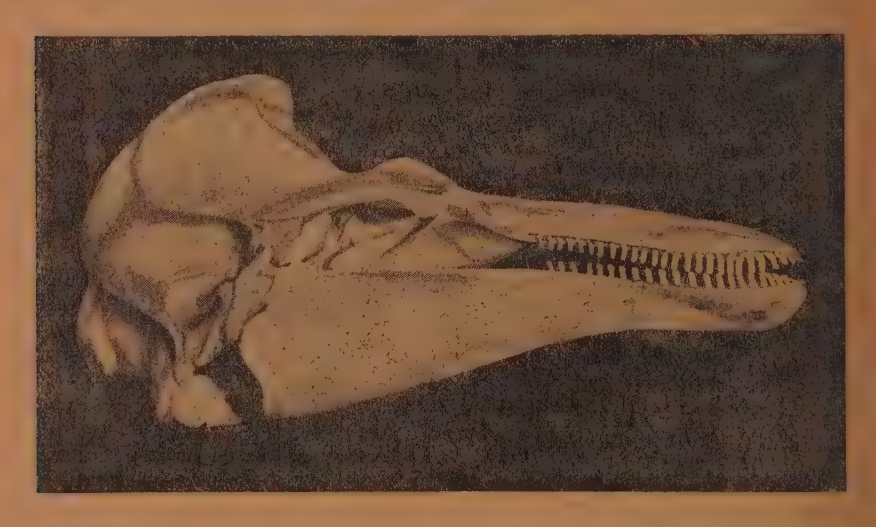


Рис. 10. Индивидуальная изменчивость в строении зубов у морской свиньи Азовского и Черного морей

Количество зубов и густота их расположения на челюстях варируют очень сильно. В верхней челюсти количество их колеблется от 44 до 60, в нижней от 38 до 50. Чаще всего их 54—55 в верхней и 44—46 в нижней челюсти. Различия в количестве зубов не зависят от возраста (на первом же году жизни они достигают полного развития) и пола и находятся в пределах индивидуальной изменчивости.

Резюмируя все сказанное выше о строении зубов чушки, мы должны констатировать широкую индивидуальную и возрастную изменчивость, им свойственную. Признаки, которые Abel считает систематическими (коническая форма зубов, изогнутость и замкнутость корней), в действительности являются выражением изменчивости индивидуального и возрастного характера. Повидимому, череп чушки, послужившей Abel источником для описания, принадлежал (что подтверждается и такими признаками, как форма затылочной области) старому экземпляру с ярко выраженными изменениями возрастного харакера и значительными индивидуальными отклонениями.

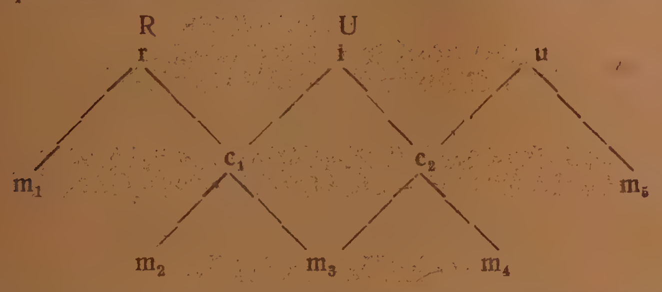
6. Скелет

Позвоночный столб чушки состоит из 65—66 позвонков: 7 шейных, 13—14 грудных, 14 поясничных и 31—32 хвостовых. Почти всегда некоторое количество шейных позвонков срастается в одно целое, хотя число элеменгов, его содержащих, бывает различно, колеблясь от 2 до 7.

Ребер 13—14, из которых 5 соединены непосредственно с грудиной, а 6 или 7 соединяются с ней посредством реберного хряща V ребра.

Каких-либо различий в количестве позвонков и строений позвоночного столба у чушки при сопоставлении с такими же данными по Ph. phocaena (True, Grau, Fischer, Rapp, Kükenthal, Gervais) мы не обнаружили. То же должно быть сказано о строении передних конечностей и пояса их.

Схема строения carpus, данная Вебером (205) для Phocaena phocaena, в полной мере действительна и для чушки, имея следующий характер:



Сопоставление данных о числе фаланг пальцев передней конечности у Ph. phocaena и чушки также обнаруживает полное сходство.

I	II	III	IV	V		
2	8	6	4	2	Kükenthal	Phocaena phocaena
2	7	6	4	1	van Beneden	
2	8	6	4	2	Camper	
2	8	6	3	2	Rapp	
2	8—10	7	3	1—2	Macalister	
3	8	8	5	3	Webur	
3	8	8	5	2	Weber	
2—3	8	7—8	4—5	2		Чушка

7. Выводы

Заканчивая на этом морфологическую характеристику морских свиней Азовского и Черного морей, рассмотрим в свете приведенных нами данных те краниологические признаки, которые Abel указывает в качестве систематических отличий этих дельфинов от атлантического вида.

Профиль затылочной области, который, по Abel, у черноморской формы более крут, чем у атлантической, подвержен, как это мы показали выше, весьма значительной возрастной изменчивости. Большая крутизна затылочной области наблюдается только у старых экземпляров при образовании у последних мощного затылочного гребня. У остальных особей затылочная область имеет округлую форму. Таким образом, указанный признак носит чисто возрастный характер и не может служить в данном случае систематическим отличием.

Размеры височно-теменной впадины (ее длина и ширина) принадлежат к числу признаков, вариирующих наиболее сильно. Так, для длины височно-теменной впадины C = 8,1 и для ширины ее C = 8,3 среди наших Phocaena встречаются особи, имеющие и очень сильно развитую височно-теменнную впадину и, наоборот, очень слабо. Заключение, сделанное Abel на основании изучения всего одного черепа, естественно, нельзя признать достаточно убедительным.

То же можно сказать и о величине носовых отверстий, диаметр которых, по нашим данным, вариирует у взрослых особей от 24 до 31 мм.

Следующий систематический признак, приводимый Abel для чушки, — большая удаленность носовых отверстий от конца рыла, не подтверждается нашими наблюдениями. Сопоставление длины лицевого отдела, т. е. расстояние от конца рыла до переднего края носовых отверстий, у чушки и Phocaena phocaena (табл. 9) дает почти совершенно сходные цифры.

Размеры рострум, который, по Abel, у черноморских Phocaena шире и длиннее, чем у атлантических, в действительности совпадают (табл. 9), как это показывает сопоставление наших данных с данными True.

То же должно быть сказано и о таких признаках, как форма arcus supraorbitalis и затылочного отверстия. Особенности, указываемые Abel и Браунором, находятся в пределах индивидуальной изменчивости и не могут служить признаками специфических различий между двумя исследуемыми видами.

Конусообразность зубных крон, которую Abel считает характерной особенностью черноморского вида, является только одной из форм индивидуальной изменчивости.

Тот факт, что этот вид изменчивости не является характерной особеннностью черноморских Phocaena, а наблюдается также и у атлантических, подтверждает Bell, приводящий изображение черепа дельфина этого вида, имеющего зубы конической формы.

Изогнутость и замкнутость корней зубов ясно выражены у взрослых особей, особенно в верхней челюсти, как это указывал Abel, и может расцениваться как характерная особенность морских свиней Азовского и Черного морей.

Таким образом, большинство краниологических признаков, приводимых Abel в качестве обоснования для выделения морских свиней Азовского и Черного морей в самостоятельный вид, в действительности не носят характера общего для всех особей, но являются только отдельными формами свойственной им широкой индивидуальной, возрастной и половой изменчивости. Единственным относительно стойким краниологическим отличием, полностью проявляющимся, однако, лишь у взрослых особей, является искривленность и замкнутость корней зубов.

Как это видно из сказанного выше, Phocaena Атлантического океана и Черного моря не имеют сколько-нибудь глубоких морфологических различий. Последние ограничиваются у чушки лишь несколько более сильной редукцией кожного панцыря и появлением у взрослых особей искривления, замыкания и утолщения корней зубов. Различия между этими формами, таким образом, далеко не столь велики, как предполагал Abel. Это обстоятельство дает нам основание отрицать целесообразность выделения морских свиней Азовского и Черного морей в самостоятельный вид. Нам представляется более целесообразным рассматривать чушку не более как слабо наметившийся подвид, который должен именоваться Phocaena phocaena relicta O. Abel, 1905.

Вопреки мнению Abel о примитивности этой формы, приходится считать ее сравнительно с Phocaena phocaena phocaena формой не-

сколько более прогрессивной, на что указывает большая редукция кожного панцыря и изменения, происходящие в строении зубов.

* * *

В систематике дельфинов рода Phocaena имеется еще целый ряд случаев, когда различные, сильно варьирующие признаки черепа служили некоторым авторам основанием для описания новых видов. В течение прошлого столетия выделение морских свиней, обитающих различные районы Атлантического и Тихого океанов, в отдельные систематические категории производилось на основании изучения количественно весьма малочисленного материала. Так, Gray был описан вид Ph. tuberculifera из устья Темзы, Cope — Ph. vomerina и Ph. brachicium из прибрежных вод Северной Америки. В первом случае систематическим различием автор считал наличие на спинном плавнике рудиментов кожного панцыря, во втором — основанием послужили особенности в строении различных элементов черепа (форма и размеры vomer, форма rostrum, praemaxillae, pterygoideum и т. д.). Исследователи более позднего времени (Gray, True) высказывали, однако, сомнения в самостоятельности этих видов. Справедливость последней точки зрения полностью подтверждается нашими наблюдениями. В имеющейся в нашем распоряжении коллекции черепов чушки мы имеем возможность выделить экземпляры, обладающие всеми теми краниологическими признаками, которые, по Cope, являются характерной особенностью Ph. vomerina и Ph. brachicium. Это является еще одним фактом, иллюстрирующим широкую изменчивость, свойственную дельфинам рода Phocaena.

Как показали исследования, произведенные Барабашом-Никифоровым и Трюбер над дельфином-«белобочкой», этот вид варьирует очень сильно как в отношении habitus, так и в отношении скелета. Повидимому, данное явление вообще свойственно многим видам китообразных.

Это обстоятельство обусловливает необходимость при изучении систематики китообразных основываться на количественно обширных сериях, отражающих все важнейшие формы возрастной, половой и индивидуальной изменчивости, свойственные каждому данному виду.

IV. О ПРОИСХОЖДЕНИИ СОВРЕМЕННОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОРСКИХ СВИНЕЙ АЗОВСКОГО И ЧЕРНОГО МОРЕЙ

Дельфины, принадлежащие роду Phocaena Cuv., распространены главным образом в водах Северного полушария, встречаясь как в Атлантическом, так и в Тихом океане. К числу их относится Phocaena phocaena L., имеющая амфибореальное распространение, Phocaena spinipinnis Burmeistr из устья Ла-Платы и Phocaena Dallii True, встречающая в водах Аляски. Однако в Средиземном море морские свиньи отсутствуют и, таким образом, популяция, обитающая Азовское и Черное моря, является группой, географически изолированной от всех остальных представителей этого рода.

Единственно известной попыткой объяснения происхождения изолированной популяции морских свиней Азовского и Черного морей является теория, предложенная Abel, рассматривающая их как представителей реликтовой фауны существовавшего в миоцене южнорусского морского бассейна.

Исходным пунктом теории Abel послужило обнаружение в миоценовых отложениях Таманского полуострова (второй средиземноморский ярус) остатков зубатого кита, описанного тем же автором как Palaeophocaena andrussowi. Рассматривая описанный им новый

вид ископаемых китов как форму, исходную для современных видов рода Phocaena, Abel относит образование последних к миоцену.

Южнорусский среднемиоценовый бассейн соединялся с областью, ныне занимаемой Атлантическим океаном, посредством пролива, проходившего по внешнему краю Карпат и Альп. Именно этим путем, по представлению Abel, дельфины Phocaena, первоначально развившиеся в южнорусском миоценовом бассейне, проникли в Атлантический океан и при дальнейшем расселении в Тихий океан.

Геологические изменения происходившие на поверхности земного шара в верхнем миоцене, приводят к образованию огромного внутреннего Сарматского моря, лишенного, однако, непосредственной связи с Атлантикой. Таким образом, с времен верхнего миоцена морские свиньи Азовского и Черного морей оказываются изолированными и развиваются самостоятельно.

Такова в общих чертах точка зрения, высказанная по данному вопросу Abel.

Происхождение современных морских свиней от форм, некогда обитавших среднемиоценовый южнорусский бассейн, представляется вообще весьма вероятным. Действительно, все известные в настоящий момент ископаемые виды зубатых китов, могущие быть поставленными в относительно тесную генетическую связь с морскими свиньями нашего времени, были обитателями указанных выше миоценовых морей. Таковы Palaeophocaena andrussowi из миоценовых отложений Таманского полуострова, Protophocaena minima Abel из миоцена Антверпена и Delphinopsis Freyeri Müller из Сарматских отложений Кроации (Радобой).

В Сарматском море имелись еще и другие зубатые киты, находимые в верхнем миоцене Атлантического берега Европы, например, Acrodelphis Letochae Brdt и Cyrtodelphis sulcatus Gerv., но эти виды скоро вымерли и не имеют своих преемников в фауне Черного моря.

Относительная скудость палеонтологической летописи позволяет, естественно, придерживаться различных представлений о степени генетической близости указанных выше ископаемых форм к современным, но все же они являются единственными видами древних зубатых китов, строение которых имеет значительные элементы сходства с дельфинами Phocaena нашего времени.

В нашем распоряжении нет новых дополнительных материалов для суждения о правильности точки зрения Abel в вопросе о филогении морских свиней, однако мы считаем неприемлемой ту часть теории этого автора, в которой он рассматривает исследуемых нами дельфинов Азовского и Черного морей как реликт миоценовой фауны.

Как мы установили выше, морские свиньи Азовского и Черного морей не представляют собой столь сильно морфологически обособившейся группы, как это полагал Abel. Различия между дельфинами Phocaena Атлантики и Азово-Черноморского бассейна, изолированными, по Abel, с верхнего миоцена столь невелики, что систематическое значение последних не выходит за пределы слабо наметившегося подвида. Это обстоятельство плохо увязывается с предполагаемой Abel древностью изоляции. В то же время морские свиньи Аляски (Phocaena Dallii True), Аргентины (Phocaena spinipinnis Burmeister), обособление которых, логически развивая теорию Abel, мы должны отнести к более позднему геологическому периоду, представляют собой достаточно хорошо выраженные виды.

Два других представителя фауны китообразных Черного моря Delphinus delphis L. и Tursiops tursio Fabr., являющиеся типичными средиземноморскими иммигрантами, проникшими в Черное море только в четвертичный период, в настоящее время приобрели ряд

характерных признаков, достаточных для выделения их в самостоятельные черноморские подвиды.

Равным образом нет никаких объективных оснований для того, чтобы предполагать бо́льшую близость морских свиней Черного моря к исходным для рода Phocaena ископаемым формам, чем это может быть допущено для морских свиней Атлантического и Тихого океанов. Также нет оснований и для того, чтобы рассматривать черноморских Phocaena как более примитивную форму, чем атлантические и пацифические виды. Наоборот, наблюдающаяся у морских свиней Черного моря более сильная редукция наружного скелета, изменения, происходящие в строении корней зубов, скорее служат указанием, что здесь мы встречаемся с несколько более специализированной группой и что более примитивный тип сохранили атлантико-пацифические виды.

Все это, вместе взятое, позволяет нам высказать предположение, что изоляция морских свиней, обитающих Азовское и Черное моря, произошла не в верхнем миоцене, как это предполагал Abel, но в позднейшую геологическую эпоху.

Переходя к объяснению образования современного изолированного черноморского ареала Phocaena phocaena relikta и к установлению времени изоляции этой формы, можно указать следующее. Вид, наиболее близкий к морским свиньям Черного моря, — Phocaena phocaena L., распространен, как мы указывали выше, в Атлантическом и Тихом океанах. В Атлантике эти дельфины занимают широкую область распространения, встречаясь от Гренландии до Гибралтара. Однако в высокие арктические широты эти дельфины не проникают. Так, по Холбеллу, северной границей области их распространения в водах Гренландии (пролив Девиса) является 70° северной широты. В восточной части северной Атлантики морская свинья обыкновенна вдоль всего Мурманского побережья, в незначительных количествах встречается в Белом море. На восток от меридиана Канин-Нос, однако, до настоящего времени не констатирована. Вдоль берегов Западной Европы встречается повсеместно, несколько реже в водах юго-западного побережья Пиринейского полуострова. По восточному и западному берегу Северной Америки спускается на юг до Мексики. Таким образом, Phocaena phocaena являются по сути дела обитателями бореальной и бореально-арктической переходной зоны, отепленной Гольфштромом, но никак не тропической зоны.

Представляется достаточно вероятным, что современная бореальная фауна Атлантики во время ледникового периода имела значительно более широкое распространение. Подобное явление могло иметь место в ледниковый период, когда мощное развитие ледников в северном полушарии должно было иметь результатом охлаждение не только северных, но и южных морей и континентов. Целый ряд известных зоографии фактов биополярного распространения может быть объяснен только при допущении предположения о проникновении бореальной фауны в южные широты.

Позднее, при потеплении и связанным с этим отступанием ледников значительная часть бореальной фауны исчезла из тропической области. Остатки этой фауны, однако, встречаются в южных морях и континентах и до сих пор. Примером может служить хотя бы горная фауна Абиссинии, имеющая некоторые палеарктические черты. Но особенно многочисленные и убедительные примеры в этом отношении дают палеонтологические данные.

Так, в нижних постплиоценовых отложениях Калабрии встречается целый ряд северных форм. Они совершенно чужды более ранней фауне Средиземного моря и исчезают из пределов его в последующие периоды, не встречаясь в нем в настоящий момент. Сюда принадле-

жат: Cyprina islandica L. (современная южная граница этой формы — залив Кадикса), Buccinum undatum L. (южная граница — Гасконский залив) и Natica montacuti Forb.

Еще большее количество северных форм содержат четвертичные отложения Сицилии. Здесь констатированы следующие формы, ныне совершенно исчезнувшие из Средиземного моря: Pecten (Chlamys) islandicus L., Pecten (Chlamys) tigrinus Müll., Gardium echinatum L. typ., Cyprina islandica L., Dosinia lupinus L. var ficaratiensis Gign. aff., Dosinia lincta Pult., Tapes rhomboides Penn., Mya truncata L., Panopaca norvegica Speng., Cochlodesma practenue Pult., Chrysodomus sinistrorsus Desh., Buccinum undatum L., Trichotropis borealis Brod. и Sow., Natica montacuti Forb.

Отложения с этими ископаемыми простираются на восток до о. Родос. Кроме того, в Африке, на побережье Сенегала, обнаружены четвертичные отложения, имеющие фауну моллюсков, принадлежащих к формам умеренной зоны. Таковы: Cardium edule, Bittium reticulatum, Hydrobia ulvae, Phasianella pullus, Tapes aureus, Rissoa parve и др., представляющие собой комплекс видов, характерных для бореальной зоны Европы, например, побережья Англии (Берг). Наконец, и в Черном море мы встречаем (по Совинскому) ряд видов, общих с видами бореальной зоны Атлантического океана. Таковы Genetyllis (из аннелид), Pseudocalanus elongatus (из Copepoda), Tanais vittatus, Euridice pulchra, Dynamene viridis, Dynamene Montagui, Dynamene rubra, Idothea pelagica (из Isopoda), Coma trispinosa (из Cumacea) и Leander varians (из Decapoda).

Перечисленные виды отсутствуют в Средиземном море и нахождение их в Черном море может быть объяснено только существованием в Средиземном море в ледниковую эпоху бореальной фауны.

В свете всех приведенных нами выше фактов, иллюстрирующих систематическое положение морских свиней Азовского и Черного морей, наиболее вероятным представляется нам допущение бореального происхождения их и такая картина истории их расселения.

Верхнемиоценовый Сарматский бассейн в своем историческом развитии претерпевал глубокие изменения. Они касались не только размеров и конфигурации водоема, но и влекли за собой кардинальные перемены в гидрологическом режиме и общебиологических условиях существования организмов.

Легко допустить, что в результате происходивших изменений Phocaena, обитавшие Сарматский бассейн, вымерли. В ледниковый период морские свиньи проникли в Средиземное море, а потом при образовании соединения с Черным морем и в это последнее. При отступании ледников и потеплении Средиземного моря морские свиньи, обитавшие в нем, вымерли в силу изменения условий существования. Черное же и частично Азовское море благодаря своим климатическим и гидрологическим условиям, сближающим эти бассейны с бореальной зоной, оказались более благоприятными для существования морских свиней, сохранившихся в этих водоемах до нашего времени как реликт фауны ледниковой эпохи.

Таким образом, изоляция морских свиней Азово-Черноморского бассейна должна была наступить не в верхнем миоцене, но только в гораздо более позднюю послеледниковую эпоху. Исследованная нами морская свинья не миоценовый реликт, но новейший иммигрант ледникового времени, пришедший сюда через Средиземное море. Это обстоятельство с нашей точки зрения является причиной констатированного выше большего морфологического сходства черноморских Phocaena с дельфинами того же вида Атлантики в сравнении с остальными видами этого рода.

1. Abel O., Eine Stammtype der Delphiniden aus dem Miocän der Halbinsel Taman. Jahrb. k. k. geolog. Reichs-Anst., Wien, Bd. 55, 190, 1905.—2. Abel O., Die vorzeitlichen Säugetiere, Jena, 1914.—3. Abel O., Die Stamme der Wirbeltiere, Berlin, 1919.—4. Abel O., Lehrbuch der Paläozoologie, Jena, 1924.—5. Abel O., Les Dauphius longirostres du Bolderien (Miocene superior) des environs d'Anvers. Mém. du Mus. roy. d'Hist. Nat. de Belgique, t. I, 1901.—6. Abel O., Ueber die Hautbepanzerung fossiler Zahnwale, Beitr. zur Paläont. u. Geol. Oster.-Ung. und d'Orients, Bd. XIII. 7. Alston, Fauna of Scotland, 1880.—8. Allen, Mammals of Massachusets, 1869.—9. Anderson, Nachrichten von Island, Groenland, etc., 1741.—10. Андрусов, Керченский известняк и его фауна. Зап. С. П. минер. о-ва, 2 сер., XXXIX, в. II, 1835.—11. Архангельский А. Д. Геологическое строение СССР, в. 2, 1935.—12. Baer, Ueber den Braunfisch, Isis, 1826.—13. Baer, Ueber das Gefassystem des Braunfisches, Now. Acad. Leop. Carol. Nat. Cur., t. XVII, 1836.—14. Baer, Delphini Phocaenae anatsect. Bull. Scient. Acad. St. Petersb., t. I, 1836.—15. Барабаш-Никифоров И. И., Морфологическая и расовая характеристика черноморского дельфина (D. d. ponticus). Рукопись ВНИРО.—16. Bartholin Thomas, Historiarum anatomicarum rariorum, Centuriae, histori XXV, Amsterdami, 1654.—17. Bazin, Sur l'anat, comp. du syst. nerveux du Delphinus phocaena, Compt. Rend. Acad. de Paris, t. XIV, 1842.—18. Beddard F. E. A Book of Wales London, 1900.—19. Bell, A History of British Quadrupeds, 1874.—20. Belon, Histoire naturelle des étranges Poissons marins, Paris, 1551.—21. Beneden van, Recherches sur la faune littorale de la Belgique (Cetaces), Mém. des l'Acad. de Sc. de Belg., XXVII, 1861.—22. Beneden van, première côte des letaces etc, Bull. Acad Roy. Sci. Belg., t. XXVI, 1. série. 23. Beneden van, Les Cetaces da mers d'Europe, Bull. Acad. Roy. Sci. Belg., 1885.—24. Beneden van, Histoire naturelle des Cetaces des mers d'Europe Bruxelles, 1889.—25. Beneden van, Histoire naturelle des Delphinides, 1889.—26. Beneden van, La mer Noire et ses Cetaces vivant et fossiles. Congrés international de Zoologie a Moscou, 1892, Prem. Partie.—27. Beneden van et Gervais, Osteographie des Cetaces, 1880.—28. Berg Leo, Die bipolare Verbreitung der Organismen und die Eiszeit, Zoogeographica, Bd. I, H. 4, 1933.—29. Berg Leo, Ueber die amphiboreale (diskontinuerliche) Verbreitung des Meersfauna in der nördlichen Hemisphäre, Zoogeographica, Bd. 2, H. 3, 1934.—30. Birula A. A., Ueber die Säugetiere des Weissen Meeres, Zoologischer Anzeiger, 2, 7, Bd. 107, H. 1/2, 1934.—31. Бируля А. А., Морская свинья как новый объект промысла у берегов Мурмана, За рыбную индустрию Севера, № 8, 1933.—32. Bonnaterre, Cetologie de l'Encyclopedie methodique, Paris, 1789.—33. Brandt, Untersuchungen ueber die fossilen und subfossilen Cetaceen Europas, Mem. Acad. Sc. de Petersb., VII, 1873.—34. Braun M., Anatomisches und Biologisches über den Tümmler. Schrift. phys. ökon. Ges. Königsberg, Bd. 46, 1905.—35. Браунер А. А., Сельскохозяйственная зоология, 3. 1923.—3 . Brems Victor, De nervis cetaceorum cerebralicus, Tübingen, 1836.—36. Breschet, Histoire d'un organe de nature vasculaire dècouvert dans les Cetaces, Paris, 1836.—38. Breschet, Aperçu descriptif de l'organe auditif du Marsouin. Mèm. de l'Acad. de Mèdicine, t. V, 1836.—39. Brisson A., Regnum animale, 1762.—40. Burmeister H., Description de cuatro especies des Dehlsiniqesde la Costra Argentina en Oceano atlantico, Annales Mus. publ. Buenos Aires, I, 1863.—41 Burmeister. H., Einige Bemerkunget über die Cetaceen in Museo publico de Buenos Aires, Zeitschr. Gesamt. am N rwss1867.—42. Burmeister H., Descript. of a New Spec. of Porpoise, Proc. Zool. Soc. fedr., 1865.—43. Calinescu R' I., Dobrogea si Marea Neagro Camilele dela Duraular, Tiparul, 1931.—44. Calinescu, Les Mammifères de la Dobrodgea et surtout celles du littoral de la Mer Noire. Annales de l'Universite de Jassy, t. XXX, fasc., 1—4, Jassy, 1934.—45 Calinescu R. J., Verz. u. Bibliogr. der Säugetiere Rumeniens, Z. Säugetiere, Bd. 6, Berlin, 1931.—46. Camper P., Observations anatomiques sur la structure et le squelette de plusieurs espèces de Cetaces, 1820.—47. Collet R., Meddealelser om Norges Pattedyr i Aarene 1876—1881. Nytr. Mag. for Naturv., XXVII-1883.—48. Cope E. D., Third contribution to the history of the Balaenidae and Delphinidae, Proc. Ac. Nat. Sc. Philad., 1886.—49. Cope E. D., Contribution to a knowledge of Delphinidae, Proc. Acad. Nat. Sc. Philad., 1865.—50. Cope E. D., Phocaena lineata, Proc. Acad. Nat. Sc. Phylad., 1876.—51. Couch Jon, Observation on the skeleton of a Porpoise, in 20 Ann. Report. R. Cernwall, Polytechn. Soc., 1852.—52. Cuvier G., Sur les restes de Marsouin, Bull. des Sciences, Soc. Philomat., 1797.—53. Cuvier G., Le Règne animal, 1836.—54. Cuvier G., Leçons d'Anatomie Comparée 1835—1846.—55. Cuvier F., De l'histoire naturelle des Cetaces, 1836.—56. Cuvier F., Cetacea, The Cyclopedia of Anatomy and Physiology, 1835/36.—57. Данилевский Н. Я., Исследования о состоянии рыболовства в России, т. VIII, Описание рыболовства на Черном и Азовском морях, 1871.—58. Davy J., Observations sur la tempèrature de l'homme et des animaux de divers genres. Ann. de chimie et de physique, t. XXXIII, 1826.—59. Devedjan, Pèche et pècheries en Turquie, 1926.—60. Динник Н. Я., Звери Кавказа, ч. I, Китообразные и копытные, Зап. Кав. отд. русск. географ. о-ва, 1910.—61. Duncean P. M., Cassel's Natural History, 1884.—62. Du Bos, Mammifères nouveaux du Crag d'Anver's Bull. acad. Roy. Belg. 41 année

t. XXXIV, 1872.—63. Eichwald E., Zoologie specialis, Bd. 3.—64. Eichwald E., Osaervationes nonnulae circa fabricam delphini phocaena, aetatus nondum provectae., im Mem. Acad. de St. Petersb., t. IX, 1824.—65. Ekman Swen, Djupväsldens utberedoningshistoria pa Skandinaviska Halvön, Stocholm, 1926.—66. Ekman Swen, Tiergengraphie des Meeres, Jena, 1935.—67. Eschricht, De organis quae respirationi et nutritioni foetus mammalium inserviunt, 1837.—68. Eschricht, Ueber das Meerschweiund dessen Eingeweidewürmer, Isis, 1841.—69. Eschricht, Under sgelser over Hvaldyrene, Det. Kgl. Danske Videnskabernes Selsk bs naturvidens kabelige og matematiske, Afhandlinger, 1844—1845.—70. Eschricht, Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Nordischen Walthiere, Leipzig, 1849.—71. Eschricht, Dévelopement du questionnaire relatif aux Cetaces, Act. Soc. Linn. de Bordeaux, t. XXII, 1859.—72. Fabricius, Fauna Groenlandica, 1780.—73. Fischer, Sur la dentition du Marsouin, Bull. de la Soc. Philom. de Paris, 1867.—74. Fischer, Cetaces du sud-ouest de la France, Actes de la Soc. Linn. Bordeaux, V, 1881.—75. Flower, Recent Memoires in the Cetacea, London, Soy. Society, 1866.—76. Flower, On the characters and Divisions of the Family Delphinidae, Proc. of the Zool. Soc. London, 1883.—77. Flower, Delphinus and Phocaena in the Delaware, Science, New-York, 1915.—78. Freund Ludwig, Cetacea, Die Tierwelt der Nord und Ostsee, Leipzig.—79. Frisch, De Phocaena in Pomeraniae lacu qnodam invents Miscellan, 1740.—80. Gavarret, Physique médicale, De la chaleur par les êtres vivants, Paris, 1855.—81. Gavarret and Milne Edwards, Leçons sur l'anatomie et physiologie comparée.—82. Georgi J. G., Geographisch-Physikalische und Naturhistorische Beschreibung des Russischen Reiches, t. III, Konigsberg, 1800.—83. Гептнер В. Г., Зоогеография, 1936.—84. Gervais P., Remarques sur les Mammifères marins qui fréquent les côtes de la France, Bull. de la Soc. d'Agriculture de la Herault, 2 sér., 1853.—85. Gervais. Cetaces de côtes françaises de la Mediterranée. Comptes Rendus, No. 22. 1864.—86. Giebel, Säugetiere, 1874—1900.—87. Gesner Conrad, Historia animalium, IV, 1558.—88. Goode, The ficheries and fishery industries of U. S., Seet Nat. Hist. of useful aquatic animals, 1884.—89. Gray J. E., Zoology of the Voy. of Erebus and Terror, 1846.—90. Gray J. E. On the arrangement of the Cetaceans, Ann. and Mag. Nat. Hist., XIII, No. 74, 1864.—91. Gray J. E., Notice of a New Species of a Porpoise (Phocaena tuberculifera) inhagiting the Mouth of the Thames, P. Z. Soc. London, 1865.—92. Gray J. E. Catalogue of Beals and Whales in the British Museum, 2 ed., London, 1866.—93. Gray J. E., Synopsis of the species of Whales and Dolphins in the Collection of the British Museum, London, 1868.—94. Gray J. E., On the geographical Distribution of Whales and Dolphins. Ann. and Magaz. of Natur. Hist., 1869.—95. Grieg J. A., Cetologiske Notiser, Bergeus Museum Aaresbereitning for, 1889.—96. Guldberg G., Ueber die Körpertemperatur der Cetaceen, Nyt. Mag. for Naturwidenskaberne, Bd. 38, Christiania, 1900.—97. Guldberg and Hansen, On the developement and structure of the Whales; on the developement of Dolphins, Bergens Mus. V, 1894.—98. Gunner J. E., Vom Delphin oder Nesen (Phocaena). Der Drontheim Gesells. schrift, t. 2, 1766.—99. Harmer S. F., Report on Cetacea stranded on the British Coasts durira, 1915, Broc. Zool. Soc London, 1916, 1918.—100. Hentschel E., Naturgeschichte dor-Nordatlantischen Wale und Robben, Handbuch der Seefischerei Nordeuropas, Bd. III, H. — Stuttgart, 1937.—101. Hesse R., Tiergéographie auf ökologischer Grundlage, Jena, 1924.1 102. Holmgren, Sveriges och Norges Ryggradsdjur. I, Daggdjur, 1874.—103. Howes, On some points in the Anathomy of the Porpoice, Journal of Anatomy and physiologie, XIV.—104. Irminger, Notice sur les pêches du Danemark.—105. Johansen, Mortality among Porpoises, Fish and the larger Crustaceens in the water aroune Denmark in severe Winters, Rep. Danis Biol. Ste., 35. 1929.—106. Jonstoni J., Historie naturalis de Piscibus et Cetis, 1649.—107. Jourdain, Sur la parturition on du Marsouin commun, Compt. Rendus, Jan. 1830.—108. Jourdain, Un Marsouin femelle, échoue à Saint-Vaast-la Hongue, Comp. Rendu Jan. 1800.—109. Kaleniczenko, Series animalium. Bull. Nat. Moscou, 1839.—110. Карпинский, Очерки геологического прошлого Европейской России, 1919.—111. Кесслер К. Ф., Путешествие с зоологической целью к северному берегу Черного моря и в Крым в 1858 г.—112. Киселевич, Жизнь южнорусских морей, 1922.—113. Klaatsch, Die Eihullen von Ph. communis, Cuv. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26, 1886.—114. Klein J. Th., Historiae piscirm naturalis, 1740.—115. Клейненберг С. Е., Материалы к изучению питания дельфинов Черного моря, Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биологии (5), 1936.—116. Клейненберг С. Е., К вопросу об альбинизме у дельфинов, изв. Акад. Наук, 1936.—117. Книпович и Брейтфус, Труды Мурманской научно-промысловой экспедиции, тт. I, II, III, IV и V.—118. Knop, Catalogue of preparations relative to whales, 1838.—119. Кравченко А., Дельфиновый промысел на Черном море, 1932.—120. Kuhn, Description de l'appareil mammaire de Marsouin, Meckel's Archiv, 1880.—121. Kükenthal W., Ueber Reste eines Hautpanzers an Zahnwalen, Anat. Anz., vol. V, 1890.—122. Kükenthal W., Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren, 1893.—123. Kükenthal W., Untersuchungen an Walen, Jena, Jenaisch Znits., 1909.—124. Kükenthal W., Zur Stammesgeschichte der Wale, Sitzber. Ak. Wiss., Berlin, 1922.—125. Кулагин Н. М., Водные промысловые млекопитающие СССР, 1929.—126. La Cepede, Histoire naturelle des Cetaces, Paris, 1804.—127. Lepiez, Sur quelques points de l'anatomie du

Marsouin, Institut, III, 1835.—128. Lesson, Manuel de Mammologie, 1827.—129. Lesson, Histoire naturelle des Mammifères et des Oiseaux, Cetaces, Compléments de oeuvres de Buffon, t. 1, 1828.—130. Linne, Sustema Naturae, 1758.—131. Linne, Fauna Svecica, 1761.—132. Lillyeborg W., Sveriges och Norges Ryggrads djur, 1874.—133. Lydekker R., The Royal Natural History, 1894/95.—134. Lyngbye, Von dem Fange der Meerschwein auf dem Ferroinseln, Frorieps. not. B. 12.—135. Mackay, The arter of the haad and neck ane the Rete mirabile of the Porpoise, P, Ph.I. Soc. Glasg., XVII.—136. Magnus-Olaus, Historia gentium seplentrionalium etc.—137. Mayer, Beiträge zur Anatomie des Delphines, Zeitschr. f. Phusiologie, V, 1834.—138. Major, De anatome phocaenae, vel Dilphini septentrionalium, Ephemer Medico-physicorum annus tertius, 1661.—139. Malm, Handbook i Zoologi, Skomdinavieus Daggdjur.—140. Malm, Zool. Observationer, K. Vet. o Vitt. Sam. i Coteb. Handl., 1870.—141. Malm, Hvaldjur i sveriges Muscer, ar 1869. Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handinger, B. 9, 1870.—142. Мальм Е. Н. Дельфины Черного моря, Севаст. биол. станц. Акад. наук, 1931.—143. Мальм Е. Н., Дельфины Черного моря. Природа, № 2, 1933.—144. Martens F., Spitzbergische oder Groenlandische Reisebeschreibung gethan im Jahre, 1671—1675.—145. Meyer, Delphinopsis Fregeri Mull. aus dem Tertiargenilde von Padoloj in Kroatien. Palaeontographica, XI, 1863—1864.—146. Millais G., The Animalc of Great Britanian and Ireland, v. III, 1906.—147. Miller, The telescoping the Cetacean Scull. City of Washington, v. 76, No. 5, 1923.—148. Mohr Erna, Die Säugetiere Schleswig-Holsteins, Altona, 1931.—149. Müllel, Bericht über ein neuentdecktes Cetaceum aus Radoboj, Delphinoqsis Freyri, Sitzber. k. Akad. d. Wiss., Bd. x, 1853.—150. Newton E. T. Some Edditiones to the vertebrate Faune of the Norfolk, Geol. Mag. VI, 1889.—151. Nilsson, Skandinavisk fauna, Daggdjuren, 1847.—152. Noel, Histoire générale des pêches, 1815.—153. Nordmann, Observ. sur la faune pontique, 1842.—154. Nordmann, Palaeontologie Südrusslands, 1860.—155. Остроумов А., Заметка о дельфинах Черного моря, Вестник естествознания, 1892.—156. Остроумов А., Краткий отчет о гидробиологических исследованиях в 1897 г.—157. Osborn H. F., The Age of Mammals, 1910.—158. Osbern H. F., Ursprung und Entwicklung des Lebens, 1930.—159. Paltas P. S., Zoographia Rosso-Asiatica, t. III, 1811.—160. Paulsen Sv., Anatomisk Beskrivelse over Dalphinus phocaena, 1793.—161. Pawlow M.. Les restes des Dauphins provenant des bords de la Mer Noire, Bull. Soc. Nat. Moscou Sect. 1933.—162. Peters, Ueber einen weissen Tümmler, Der Fischerbote, H. 28, 1929.—163. Petri, Neuestes Gemälde von Livland, Bd. I, 1809.—164. Philippi K. A. Les cranes de les Dolphines Chilenos, 1896.—165. Philippi K. A., Les Delphines de la Punta Austral de la America del sud, 1893.—166. Pleske Th., Kritisch Übersicht der Säugetiere und Vogel der Halbinsel Kola, Beitr. z. Kenntnis des Russ. Reiches, 1884.—167. Pollen, De Bruinvisch D. phocaena. Alg. visschery Courant, 1871.—168. Prince E., Rome rare cases of albinism in animils, The Ottawa Naturalist, Bd. 27, 1913.—169. Пузанов, Материалы по промысловой ихтиологии Крыма, 1923.—170. Ray, Observations on the anatomy of the bloodvessels of the Porpess, Philad. Transact., vol. XI, 1671.—171. Rapp, Die Cetaceen, zoologisch-anatomisch dergestellt, 1837.—172. Rathcke, Ueber einige auf der Halbinsel Taman gefundene fossile Knochen, Mém. de l'Acad. des Sciens. Petersb., t. 2, 1835.—173. Rathcke, Zur Fauna der Krym, Ein Beltrag (Mem. qres. a l'asad. Imp. d. Sc. de Rt. Rat., t. III, 1837).—174. De Reure, Chasse et pêche des cetaces sur les côtes de la France, Bull. de la Soc. d'Océan, de France.—175. Rondeletti G., Medicinae in schola monspeliensi professoris Libri de Piscibus marinus, 1554.—176. Satunin, Vorlaufigen Mitteilungen über d. Säugetierfauna des Kaukasuslender, Zool. Jahrl. Abt. Jena. 1897.—177. Сатунин К., Обзор исследования млекопитающих Кавказкого края, 1903.—178. Schmeder G., Die Baltischen Wirbeltieren nach ihren Merkmlien, 1911.—179. Scammon, On the Cetacean of the Western Coats of NorthAmerica, Proc. Acad. Nat. Sc. Philad., 1869.—180. Scammon, Marine Mammals, 1874.—182. Scoresby W., An Account of the Arctic Regions, etc., 1820.—182. Scott Th., Note on the food observed in the Stomach of a Common Porpoise, Twenty-First Annual Report of the Fishery Board for Scotland, III, 1903.—183. Зернов С. А., К вопросу об изучении жизни Черного моря, Зап. Акад. наук. т. XXXII. 1913.—184. Sharpey W., Observat. on the anatomy of the Bloodwessels of the Porpoises, Rep. Pirit. Assoc. Adv. Sc., 1834.—185. Sibson, On the Blow—hole of the Porpoises, Philos. Transact., 1348.—186. Siewald H. W., Dissert de cranio Delphini phocaena, 1823.—187. Силантьев А. А., Дельфиновый промысел у берегов Кавказа, 1903.—188. Симашко Ю., Русская фауна, ч. II, 1861.—189. Slijper E. I., Die Cetaceen vergleichend-anatomisch und systematisch-Haag, 1936.—190. Совинский, Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, Зап. Киев. о-ва естеств., т. XVIII. 1904.—191. Stannius, Ueber den Verlauf der Arterien bei Delphin. phocaena, Miller's Archiv, 1841.—192. Tauber, Zoologia danica, Pattedyr Mammiferi, 1872 1892.—193. Tyson Edw., Phocaena or the anatomy of a Porpess, dissected at gresham colledge, 1680.—194. Treviranus, Biologie oder Philoso hie der lebenden Natur, 1862.—195. True F., A new species of porpoise, Proc. Un. St. Nat. Mus., 1885.—196. True F., Review of the family Delphinidae, Bull. U. S. Nat. Mus., No. 36, 1889.—197. True F., On species of south-American Delphinidae described by Dr. R. A. Philippi in 1833 und 1896. Proc. Biol. Soc. Washington, XVI, No. 12. 1903.—198. True F., On the classification of the Cetacea, Proc. Amer. Phil.

Soc. Philad., 1908.—199. Trouessart E. L., Histoire naturelle de la France, 2 partie Mammifères, 1884.—200. Trouessart E. L. Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium, 1898—1899.—201. Trouessart E. L., Fauna des mammifères d'Europe, 1910.—202. Трюбер И. Ф., Изменчивость черепа черноморского дельфина (D. delphis L.), Бюлл. моск. о-ва исп. прир., отд. биологии, т. XLVI (1), 1937.—203. Weber Max, Studien über Säugetiere, Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen, I, 1886.—204. Weber Max, Die Säugetiere, Bd. I u II, 1928.—205. Winge H., Ubsigt over Hralernes ind byrdes Slaegt. Skab. Kjobenhavn Nath. Medd., 1919.—206. Wood J. G., The illustrated Natural History, v. I. Mammalia.—207. Fittel K., Palaeozoologie, II Abt., 1925.

TAXONOMY AND ORIGIN OF THE PORPOISE OF THE AZOPH AND BLACK SEAS

By V. I. Zalkin

Summary

Up to the beginnings of this century the porpoise of the Azoph and Black Seas has been referred by all authors to the species Phocaena phocaena L.-Phocaena communis Cuv. In 1905, Abel, after investigating the skull of an adult female, came to the conclusion, that a series of craniological distinctions was proper to the Black Sea form, namely: (1) the profile of the occipital region is much steeper in the Black Sea Phocaena than in the Atlantic form; (2) the upper nasal orifices are much smaller, being shifted farther backwards; (3) the temporo-parietal cavity is larger; (4) the rostrum is broader at its base and longer; (5) the supra-orbital arch is more recurved; (6) the teeth of the Black Sea form, with the exception of the 5—6 last ones, are deprived of a characteristic thinning (constriction) between the root and the crown; the crowns are not of a flattened form typical for Phocaena, and the teeth have a chisel-like appearance; the roots of teeth of the upper jaw are strongly recurved: the roots of teeth are closed in both jaws, being much thickened in their lower part.

On the ground of the above indicated distinctions Abel found it possible to separate out the Azoph and Black Sea porpoises into a particular species — Phocaena relicta, considering them as an element of the relict fauna, remaining since the time of the Miocene inland sea and as a parental form for most modern representatives of the genus Phocaena, which has been isolated since the Upper Miocene time.

The writer has investigated a very extensive material in consequence of which it became possible to give a detailed morphological description of characteristic features of the Azoph and Black Sea porpoises reconsidering at the same time the problem concerning their taxonomic position and zoogeographical significance.

As a result of the above said the writer established the fact that characters indicated by Abel, such as the form of the occipital region, the dimensions and position of upper nasal orifices, the size of the rostrum and of the temporo-parietal cavity, the form of the supra-orbital arch cannot serve as taxonomic distinctions between the porpoises of the Azoph—Black Sea basin and those of the Atlantic, for they do not represent features common to all specimens, but are the manifestaton of a wide individual, age and sex variability proper to them.

The conical shape of the crowns of teeth, which Abel believes to be the most important trait of distinction among the Black Sea porpoises is only one of the forms of individual variability. The curvature and closed roots of teeth may serve here as a more constant distinction. However, straight tubular roots of teeth, similar to those of the Atlantic porpoises, are proper to young specimens.

Moreover in the Black Sea porpoises there may be observed a somewhat greater reduction of the dermal armature, the rudiments of which remain only on the dorso-anterior margin of the dorsal fin.

Thus, there exit no deep morphological distinctions between the representatives of the g. Phocaena of the Black Sea and those of the Atlantic.

The porpoises of Alaska and Argentina (Phocaena Dalii True and Phocaena spinipinnis Burmeister respectively), the isolation of which is referred on the basis of Abel's theory to a later geological period, represent sufficiently well differentiated species. The two other representatives of the Black Sea dolphin fauna Delphinus delphis L. and Tursiops tursio Farb., which are typical Mediterranean immigrants, having penetrated into the Black Sea only during the Quarternary period, have nowadays acquired a number of characters allowing to distinguish them as separate Black Sea subspecies.

Similarly there exist no reasons to believe the Black Sea porpoises to be nearer to the ancestral fossil forms of Phocaena than are those of the Atlantic and Pacific Oceans. There are also no grounds whatever to consider the Black Sea Phocaena, as a more primitive form in comparison with the Atlantic and pacific species. On the contrary, a greater reduction of the dermal armature as well as modifications in the structure of the roots of teeth, occuring in the Black Sea porpoises, may rather serve to indicate, that in this case we have to beal with a more specialised group, while a more primitive character has been preserved by the Atlantico-Pacific species.

All the above stated allows to suppose that the isolation of the Azoph and Black Sea porpoises did not take place in the Upper Miocene, as Abel thought, but in a much later geological epoch.

The modern isolated area of Phocaena phocaena relicta as well as the time of the isolation of that form seems to be explained in the following way: The species nearest to the Azoph and Black Sea porpoises, namely Phocaena phocaena L, is distributed both in the Atlantic and Pacific Ocean, being an inhabitant of the Boreal and Boreal-Arctic transitory zone not to be met with in the Mediterranean-Sea. It seems, however, probable enough, that the recent Boreal fauna of the Atlantic had a much wider distribution in the course of the Glacial Period, in the Mediterranean Sea in particular. Later on, with the retreat of glaciers and the warming connected therewith, a considerable past of the Boreal fauna moved North, disappearing from the Mediterranean Sea, but remaining in the Black Sea, so that here a number of species common with those of the Boreal zone, but absent in the Mediterranean Sea, may be met with.

In the light of the above stated facts and of taxonomic position of the Azoph and Black Sea porpoises, the assumption of their boreal origin seems to be most probable. The Upper Miocene Sarmatian basin underwent profound modifications in the course of its historical development, which resulted in the extinction of the dolphins inhabiting that basin.

During the Glacial Period the porpoises penetrated from the Atlantic into the Mediterranean Sea, and then when the connection with the Black Sea took place they appeared in the latter. During the retreat of glaciers and the warming of the Mediterranean Sea, the porpoises, dwelling therein, become extinct owing to a change in the conditions of existence. The Black Sea and partly the Azoph Sea due to their prevalent conditions similar to those existing in the Boreal zone, proved to be more favourable for the life of porpoises, which have remained in those seas up to now, as a relict of the fauna of the Glacial Period.

Thus the isolation of the Azoph and Black Sea porpoises did not take place in the Upper Miocene, but in a much later Post-glacial period.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 4

КАЛОРИЙНОСТЬ ОСНОВНЫХ КОРМОВ БЕЛКИ

Д. Н. Данилов

Из Центральной лаборатории биологии и техники охотничьего промысла Союззаготпушнины

В работах последних лет, посвященных экологии белки, установлена зависимость колебания численности этого грызуна от урожайности его основных кормов — семян хвойных пород и намечены в общих чертах пути, по которым идет нарастание популяции в годы, благоприятные в кормовом отношении, и сокращение численности в малокормные годы. В 1935 г. при организации службы урожая в охотничьем хозяйстве, в частности, при разработке методики прогнозирования урожайности промысловых животных, появилась необходимость в более детальном изучении экологической связи между численностью белки и обилием ее кормов, особенно в части выяснения количественной стороны этой зависимости. Центральная лаборатория биологии и техники охотничьего промысла развернула эту работу в двух направлениях: качественного и количественного анализа желудков, с одной стороны, и оценки урожаев семян как кормовых ресурсов белки — с другой. В настоящее время в результате произведенных исследований лаборатория делает предсказания ожидаемой численности белки с высокой степенью точности.

Для определения кормовой ценности семян различных хвойных пород была измерена их калорийность обычным методом прямой калориметрии, т. е. путем сжигания кормовых веществ в калориметрической бомбе[1]. Опубликование этих данных и сделанных на основе их приближенных вычислений оправдывается тем, что полученные калорические коэфициенты являются ключом к сравнительной оценке кормовых условий в различных типах охотничьих угодий и основанием для суждения об обеспеченности белки кормами в годы различной урожайности их. В биологической литературе по этим вопросам нет никаких указаний.

Исследованию подвергались семена ели обыкновенной (Picea excelsa Link), семена сосны (Pinus silvestris L.), орехи кедрового сланца (Pinus pumila Rgl.) и почки ели обыкновенной. Калорийность грибов, играющих значительную роль в питании белки, особенно в годы плохих урожаев семян хвойных пород, вычислена нами на основании химического состава их (6) и калорических коэфициентов отдельных составных частей (5).

Результаты определений, выраженные числом малых калорий на 1 г вещества, съедаемого белкой, т. е. ядер без оболочек у семян и почек без покровных чешуек, приводятся в следующей таблице.

Для семян ели и сосны в таблице приведены средние величины: для ели из трех и для сосны из двух образцов. Отклонение от среднего у семян ели ±1,1%, у семян сосны ±1,9%. Семена собраны осенью 1936 г. в типах леса ельник-зеленомошник и сосняк сфагновый в Октябрьском районе Калининской области и в Харовском

[1] Измерения произведены при кафедре кормления Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева.

Вид корма	Калорийность на 1 г вещества в мал. калор.		% первоначальной влаги	% сухого вещества
	в воздушно-сухом состоянии	при первоначальной влажности		
Семена ели	6 720	6 490	3,6	96,4
» сосны	6 200	5 980	3,5	96,5
» кедрового сланца	6 910	6 610	4,3	95,7
Почки ели	4 040	—	—	—
Грибы	3 470	415	88,1	11,9

районе Вологодской области. Для орехов кедрового сланца исследовался образец из Каданского района Бурят-Монгольской АССР.

Зная запас энергии в основных пищевых веществах и потребность белки в кормах, можно вычислить тепловой эквивалент, соответствующий суточной норме при разных видах корма. Однако нормы потребления белкой различных кормов в настоящее время мало изучены и, следовательно, тепловой эквивалент, соответствующий им, не может быть вычислен точно.

Г. К. Гольцмайер (1) определил суточную кормовую норму для белки-телеутки в ленточных борах Западной Сибири в 1910 сосновых семян весом в 16,1 г. Так как оболочки семян не поедаются белкой, то в приведенную цифру веса семян необходимо внести поправку. По данным проф. Н. П. Кобранова (4), вес оболочки соснового семени составляет 28% от общего его веса. Следовательно, вес ядерной массы суточной нормы равнялся 11,6 г, а тепловой эквивалент этой нормы при указанном калорическом коэфициенте для сосновых семян составлял 69,4 больших калорий.

По данным Московского зоопарка (7), потребление белкой кедровых орехов осенью и зимой равнялось 18 г, а летом доходило до 35,2 г. При внесении поправки на вес скорлупы орехов в размере 53% (2) тепловой эквивалент суточной нормы осенью и зимой выразится в 56,2, а летом в 109 больших калорий.

По наблюдениям В. Г. Стахровского (8), белка в условиях вольерного содержания съедала в среднем в сутки 46 г чистых ядер кедровых орехов. Тепловой эквивалент этой нормы равняется примерно 304 большим калориям. Эта цифра возбуждает сомнение. Резкое отклонение ее от других показаний может быть отнесено на счет неточности или расчета ядерной массы орехов или общего учета их.

А. Н. Формозов (9) приводит суточную норму кедровых орехов, поедаемых белкой, в 15—16 г, т. е. в 47—50 больших калорий.

На основании этих немногочисленных данных можно предположить, что запас энергии в суточной норме кормов белки равняется примерно 70—80 большим калориям. Количество различных кормов, обеспечивающее эту потребность, приводится в следующей таблице.

Необходимо иметь в виду, что указанные в таблице цифры отражают только средние величины, от которых могут быть значительные отклонения, вызываемые тем, что вес семян и выход семян из шишек подвержены колебаниям в зависимости от изменяющихся внешних условий. Кроме того, в этих данных не учтена усвояемость различных кормов. Однако такие поправки могут быть внесены только после специальных более точных измерений методами непрямой калориметрии. Использование для этой цели величин, полученных на домашних животных, невозможно, так как это

№ по пор.	Показатели	Ель	Сосна	Кедровый сланец	Кедр
1	Средний вес 1 000 семян в г	6,5	5,0	72,0	296,0
2	Вес оболочки в процентах от общего веса семени	30	28	53	53
3	Средний вес 1 000 ядер в г	4,5	3,6	33,8	139,1
4	Калорийность 1 г ядер при первоначальной влажности в малых калориях	6 490	5 980	6 610	6 610
5	Калорийность одного семени в малых калориях	29	21	223	920
6	Количество семян в суточной норме 80 больших калорий	2 750	3 710	360	90
7	Вес семян в суточной норме—80 больших калорий в г:				
	а) без оболочек	12,3	13,4	12,1	12,1
	б) с оболочками	17,6	18,6	25,8	25,8
8	Среднее количество семян в одной шишке	100	10	40	90
9	Калорийность семян, содержащихся в одной шишке, в малых калориях	2 880	210	8 900	82 800
10	Количество шишек в суточной норме—80 больших калорий	28	381	9	1
11	Максимальный урожай семян на 1 га в кг	99	15	—	400
12	Тепловой эквивалент, соответствующий максимальному урожаю, в тысячах больших калорий	450	65	—	1 260

может повести к бо́льшим искажениям вследствие резкого различия жизненных условий у сравниваемых объектов.

Калорийность 1 г почек ели в воздушно-сухом состоянии определилась в 4 040 малых калорий. В 1 г содержится 503 почки, очищенных от всех покровных чешуй. Тепловой эквивалент в 80 больших калорий может дать суточная норма в 10 000 почек, имеющих вес в воздушно-сухом состоянии 19,4 г. На одном годичном побеге белка съедает в среднем 6—7 почек. Следовательно, для покрытия суточной потребности при питании этим видом корма белке необходимо использовать 1 400—1 600 побегов. Подсчеты поедей показывают, что в действительности это количество значительно меньше. Белка при переходе на грубые корма голодает, о чем свидетельствует снижение ее упитанности.

Калорийность 1 г грибов-березовиков, по нашим подсчетам, равняется при воздушно-сухом состоянии 3 470 малым калориям, а при первоначальной влажности—415 малым калориям. Полное покрытие суточной нормы в 80 больших калориях дают 23 г сухих или 193 г свежих грибов.

Таким образом, меньшая калорийность грубых кормов-почек и грибов — влечет за собой необходимость увеличения суточной кормовой нормы по весу и объему. Данные анализов желудков белок, добытых в условиях различной урожайности кормов, показывают, что вес содержимого желудков возрастает по мере ухудшения качества кормов. Для иллюстрации приведем два примера из обширного материала по питанию белки, собранного И. Д. Кирис (3).

В Сургутском районе Омской области при хорошем урожае кедровых орехов в 1932 г. средний вес содержимого одного желудка равнялся 5,5 г при следующем составе кормов: кедровые орехи—83%, семена других хвойных—1,3%, грибы—15,7%. В Коношском районе Архангельской области при неурожае семян хвойных и слабом урожае грибов в 1935 г. содержимое одного желудка весило в сре-

днем 25,1 г при колебании от 1 до 113 г. В составе кормов первое место занимали почки ели—67,6%, второе грибы—27,4%. Следовательно, наполненность желудков во втором случае при питании почками и грибами была в 5 раз больше, чем в первом, когда основным кормом служили кедровые орехи. Такая разница в весе объясняется, повидимому, не только различной калорийностью кормов, но и неодинаковой переваримостью их. Коэфициент переваримости у семян хвойных, богатых белками и жирами, должен быть значительно выше, чем у почек и грибов, имеющих большой процент плохо переваримой клетчатки.

При добывании семян из шишек белке приходится затрачивать усилие на перегрызание чешуек у их основания. Так как шишки различных видов хвойных пород отличаются по величине, форме и твердости чешуй и по количеству семян, содержащихся в шишке, то естественно, что полезность действия, т. е. соотношение между усилием, затрачиваемым на обработку шишки, и количеством корма, получаемым из нее, при питании шишками различных хвойных пород должна быть неодинакова.

Для сравнительной характеристики еловых и сосновых шишек нами были произведены испытания чешуй этих шишек на срезывание на гидравлическом масляном прессе с манометром. Так как условия опыта — величина и форма режущего инструмента и характер его работы — не соответствовали специфическому характеру работы резцов белки, что в лабораторной обстановке вообще не достижимо, то полученные величины можно рассматривать только как относительные показатели.

Объекты	Количество определений	Амплитуда колебаний	Среднее арифметическое	Мода
Чешуйки еловых шишек	25	5 — 10	7,8	7,5 — 8,0
Чешуйки сосновых шишек . . .	19	6 — 12	8,7	9,0 — 9,5

Усилие, затрачиваемое на срезывание одной чешуйки еловой шишки, меньше, чем чешуйки сосновой шишки. Количество же пищевого вещества, получаемого в результате этих усилий, соответственно больше. В двух семенах, добываемых из-под одной чешуйки, оно равняется для ели 4,5 мг с запасом энергии в 58 малых калорий и для сосны 3,6 мг с запасом в 42 малых калорий. Следовательно, на единицу усилия в первом случае приходится 7,4 малых калорий, во втором—4,8 малых калорий.

Общее количество чешуек в еловых шишках длиной 8—9 см равняется 120, а в шишках сосновых длиной 3,5—4,5 см—52. Беря максимально возможное количество семян в еловой шишке в 180, а в сосновой 50, можно подсчитать, что на единицу усилия в полносемянных еловых шишках приходится 5,4 малых калорий, а в сосновых—2,3 малых калорий, т. е. полезность действия при питании еловыми шишками примерно в $2^1/_2$ раза больше. Эта разница увеличивается еще более при среднем содержании семян в шишках. Усилие, потребное для добывания суточной нормы семян из 381 сосновой шишки, примерно в 6 раз больше, чем при добывании семян из 28 еловых шишек.

Эти расчеты показывают, что кормовое значение урожаев сосновых семян значительно ниже, чем семян еловых, и что добывание сосновых семян из шишек сопряжено с относительно большей затратой энергии. Можно утверждать, что в северной полосе Евро-

пейской части Союза в районах с елово-сосновыми насаждениями колебание численности белки вызывается в основном урожаями еловых семян и только в некоторой степени корректируется урожаями семян сосновых. В центральной полосе при возрастании абсолютных размеров урожаев сосновых семян удельное значение их в кормовом балансе должно повышаться.

ЛИТЕРАТУРА

1. Г. К. Гольцмайер, Белка-телеутка, М., 1935. — 2. В. А. Иванов, Кедр и кедровый промысел, 1934. — 3. И. Д. Кирис, Питание белки, Сборник «Колебание численности промысловых животных». Рукопись. — 4. Н. П. Кобранов, Из области лесного семеноведения, Вестник опытного дела Воронежской сельскохозяйственной опытной станции, 1924. — 5. Б. А. Лавров, Учебник физиологии питания, 1935.—6. Л. А. Лебедева, Грибы, 1937.—7. М. П. Распопов, Ю. А. Исаков, К биологии белки, Сборник «Биология зайцев и белок и их болезни», 1935. — 8. В. Г. Стахровский, К изучению биологии белки при содержании ее в вольере-парке, Зоологический журнал, т. XI, в. 1, 1932. — 9. А. Н. Формозов, Колебания численности промысловых животных, 1935.

THE CALORIC VALUE OF MAIN FOOD-STUFFS OF THE SQUIRREL

by D. N. Danilov (Moscow)

Summary

By using the combustion method, the heat energy of seeds of the fir-tree (Picea excelsa Link) of the pine-tree (Pinus silvestris L.), of the dwarf cedar pine (Pinus pumila Rgl.) and that of fir-tree buds were investigated. The results of the determinations are as follows:

Sort of food		Caloric value per 1 gm of the substance in Cals		Per cent of water content
		In air-dry state	In raw weight state	
Seeds of	Picea escelsa . .	6,72	6,49	3,6
	P. silvestris . . .	6,20	5,98	3,5
	P. pumila	6,91	6,61	4,3
Fir buds		4,04	—	—

Assuming the caloric requirement per 24 hours in the squirrel as equal to 80 Cals, the author has determined the quantity of various sorts of food-stuffs needed to meet that requirement. In obtaining seeds out of cones, the squirrel has to make a certain effort in order to gnaw through the scales at their base. Tests of scales of fir — and pine-tree buds for cutting off has shown that the effort needed to cut off one scale of a fir-tree cone is less than that spent on the scale of a pine-tree cone. Per unit of work 5,4 cals are aquired in full-seeded fir cones and only 2,3 cals in case of the pine-tree cones, i. e. the efficiency of nutrition with fir cones is approximately 2,5 times greater. The food value of crops of pine seeds is considerably lower. In the Northern zone of the European part of the Union the fluctuation of the squirrel numbers is chiefly influenced by the crops of fir seeds, and to a certain degree only by those of pine seeds.

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Технический редактор В. С. Григорьев

дан в набор 14.VII. 1938. Подп. к печати 10.X. 1938 г.
рмат бумаги 70×105 см. 11½ печатн. л.+2 вклейки. 61 000 знак в печ. л.
ном. Главлита РСФСР № Б-46154. Тираж 2 500 экз. АНИ № 872. Заказ 889

Цена 5 руб.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ
ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ:

АКАДЕМИКУ Н. В. НАСОНОВУ к восьмидесятилетию со дня рождения и шестидесятилетию научной деятельности (Академия Наук СССР) 1937. 672 стр. + 14 вкл. Ц. в пер. 35 руб.

КРИСС А. Е. Изменчивость актиномицетов (Институт микробиологии). 1937. 103 стр., 35 фиг. Ц. в пер. 6 руб.

КРОХИН Е. М. и КРОГИУС Ф. В. Очерк Курильского озера и биология красной рыбы в его бассейне. Труды Тихоокеанского комитета. IV. 1937. 191 стр. Ц. 12 р.

ТРУДЫ Байкальской лимнологической станции. VII. 1937. 368 стр. Ц. в пер. 18 руб. 50 коп.

ТРУДЫ Биогеохимической лаборатории. IV. 1937. 302 стр., 7 фиг. Ц. в пер. 11 руб.

ТРУДЫ Института генетики. II. 1937. 178 стр., 81 рис. Ц. 12 руб.

ТРУДЫ Гидробиологической экспедиции Зоологического института Академии Наук СССР в 1934 г. на Японское море. (Дальневосточный филиал). Вып. I. 1938. VIII. 536 стр., + 2 вклейки. Ц. в пер. 30 руб.

ТРУДЫ физиологических лабораторий акад. И. П. Павлова. Том VII. Под редакцией акад. Л. А. Орбели и проф. Н. А. Подкопаева. Журнал основан акад. И. П. Павловым. 1937. 808 стр. + 1 вкл. Ц. 35 руб.

ЗАКАЗЫ НАПРАВЛЯТЬ:

Конторе по распространению изданий «Академкниги»
Москва, Черкасский пер., д. 2.

Филиалам Конторы „Академкнига"

Ленинград, 104, проспект Володарского, 53а.
Киев, ул. Свердлова, 15.
Харьков 3, ул. Свободной Академии, 13.
Одесса, улица 10-летия Красной Армии, 28.
Ростов н/Дону, ул. Энгельса, 68.
Минск, Советская, 57.

Подписным пунктам Конторы „Академкнига"

Новосибирск, Центр. почтамт БОСК, 17.
Свердловск, ул. Малышева, 31/8.
Горький, почт. ящ. № 46.
Саратов, Советская, 3, кв. 18.
Воронеж, ул. Таранченко, 34, кв. 26.
Тбилиси, ул. Барнова, 22.
Ташкент, главный почтамт, п/я. № 128.

Заказы принимаются также доверенными, снабженными удостоверениями Конторы «АКАДЕМКНИГА»